

Parasites et parasitoses des poissons

P. de Kinkelin, M. Morand, R.P. Hedrick, C. Michel



Table des matières

Parasites et parasitoses des poissons

Pierre de Kinkelin, Marc Morand, Ronald P. Hedrick, Christian Michel

ISBN : 978-2-7592-2223-0

© éditions Quæ, 2014



www.quae.com/



Cet ouvrage a été financé par le département Santé animale de l’Inra.

http://creativecommons.org/

Avant-propos

Cet ouvrage, initialement conçu comme partie d'un projet plus exhaustif qui devait couvrir l'ensemble des acquis relatifs aux maladies des poissons, est l'aboutissement de l'énorme travail auquel Pierre de Kinkelin s'était attelé au milieu de la décennie 2000 et que l'issue d'un mal inexorable, en mai 2013, ne lui aura pas permis de mener à terme. Reconnu pour avoir été l'un des pionniers de la virologie des poissons, Pierre, qui possédait aussi une solide pratique de l'histopathologie, avait en plusieurs occasions orienté ses travaux vers des thèmes de parasitologie, notamment la bucéphalose et la tétracapsuloïdose. Nous tous, ses co-auteurs et ses anciens collègues, avons été témoins de l'ardeur et du soin avec lesquels il s'est passionné pour la réalisation de la partie consacrée aux parasites et il est important de préciser que dans le travail de mise à jour, de correction et d'édition qui nous a incombé, nous nous sommes efforcés de respecter ses conceptions et ses partis pris. Dans l'esprit, cet ouvrage porte fondamentalement sa marque.

Un simple coup d'œil au sommaire suffira pour constater que les développements auxquels se sont laissés entraîner les auteurs n'ont plus guère de rapports avec la teneur et les ambitions d'un simple précis de pathologie, comparable à celui qu'avaient conjointement édité en 1985 l'Inra et l'Office international des épizooties — OIE, devenu depuis l'Organisation mondiale de la santé animale. Cette significative inflation ne s'explique pas seulement par la volonté de brosser un tableau, aussi complet que possible et étayé sur des bases scientifiques éprouvées, du monde des parasites rencontrés dans les milieux aquatiques. Elle tient pour une grande part à l'importance accordée à l'iconographie, jugée indispensable, dans le domaine zoologique surtout, à la compréhension de descriptions toujours plus approfondies et que la seule prose éprouve parfois des difficultés à rendre avec clarté. Elle tient aussi, et plus encore peut-être, à l'extraordinaire floraison de connaissances engendrée par les nouvelles approches de la biologie, dont de nombreuses applications se sont banalisées précisément entre la mise en chantier et l'achèvement de notre travail. Il eut été intenable de fonder des raisonnements pratiques sur la présentation de concepts scientifiques unanimement admis, tout en passant

sous silence les bonds en avant, les confirmations, les remises en question et parfois les incertitudes découlant des récentes innovations de la biologie moléculaire, de la génomique et de l'imagerie scientifique. Ces impacts ont été particulièrement sensibles dans le domaine de la taxonomie, qui constitue un des fondements de l'étude des parasites. C'est sur ces considérations, pour ne pas méconnaître les difficultés que peuvent poser une dynamique conceptuelle et une farandole de mots « savants » assez désarmantes, qu'il a été adjoint un glossaire suffisamment étoffé, nous l'espérons, pour alléger l'investissement personnel des lecteurs non spécialisés.

Ainsi élaboré, dans un contexte un peu mouvant, le travail achevé nous paraît présenter quelques apports d'importance. Il est le premier à tenter de développer en langue française, et sous un format classique, un aperçu assez complet ou tout au moins représentatif de la parasitologie des poissons. Même en tenant compte de la palette des ouvrages disponibles à l'échelle internationale dans ce domaine, cet aspect synthétique devrait le distinguer au regard de la littérature généralement accessible. Les parasitologues expérimentés sont gens de précision, généralement spécialisés, qui ont peu de propension à se risquer hors de leur domaine. De ce fait, la majorité des publications, en ichthyoparasitologie, se partage entre des synthèses à vocation éducative ou vulgarisatrice souvent pédagogiques mais par là-même assez simplificatrices, opposées à des articles scientifiques et à d'excellentes monographies qui, toutefois, s'arrêtent à des groupes zoologiques précis et ne sont pas toujours d'accès très commode.

Il faut maintenant rendre compte de certains partis pris, à commencer par des omissions qui vont de prime abord paraître peu orthodoxes mais ont été consenties pour répondre à des raisons matérielles et éditoriales. Les méthodes d'intervention (diagnostic, traitements et prévention) ne sont pas considérées dans cet ouvrage. Ceci tient surtout au travail de restructuration commandé par l'abondante matière laissée par P. de Kinkelin, qui nous a conduit plutôt à envisager la réalisation d'un volume spécialement consacré à la gestion des problèmes de santé en matière aquacole.

De même, nous n'avons pas suivi à la lettre toutes les exigences de la taxonomie moderne, jugeant que, dans certains groupes de parasites, les

remaniements en cours étaient loin d'être assez consolidés pour servir d'assise à des développements cohérents et didactiques. S'adressant à des lecteurs souvent proches du terrain, il a paru prématuré de balayer sans nuance les références, certes scientifiquement plus très exactes mais pratiquement logiques et fonctionnelles, qui fondent depuis longtemps leur cadre de raisonnement quotidien. Dans cet esprit les groupes d'organismes antérieurement classés dans les agents de mycoses (ascomycètes, oomycètes, mésomycétozoaires) ont été écartés du présent inventaire, une approche fondée sur des considérations historiques et méthodologiques étant, à leur sujet, en cours de réflexion. À l'inverse, les microsporidies, désormais considérées comme membres à part entière des fungi, ont été maintenues en place parmi les protistes parasites.

Il reste à évoquer les personnes sans l'aide desquelles cette longue entreprise n'aurait certainement pu aboutir. Pierre de Kinkelin avait organisé son illustration en s'appuyant fortement sur l'expertise et les avis d'anciens grands noms de l'Université des sciences et techniques du Languedoc (USTL) (les contributions de Louis Euzet, André Raibaut et Jean-Paul Trilles ont été particulièrement précieuses) et en sollicitant de plusieurs auteurs ou confrères, tant en France qu'à l'étranger, l'autorisation de se servir de photographies, publiées ou non. Nous avons en général retrouvé des courriers et des notes ne laissant prise à aucun doute mais ne pouvons garantir que certaines de nos attributions aient échappé à tout risque d'erreur. Pierre possédait en effet une abondante collection de clichés, histopathologiques en particulier, parmi lesquels il a vraisemblablement puisé sans qu'aucun de ses collègues ne puisse en attester en toute certitude l'origine. Nous ne pouvons que présenter par avance nos excuses aux personnes qui viendraient à découvrir dans ces pages des images dont elles auraient dû être créditées, en les invitant à prendre contact avec l'éditeur pour en rectifier au plus vite l'attribution.

Nous avons plaisir enfin, à présenter nos plus chaleureux remerciements au petit nombre de collègues et d'amis dont l'action, l'aide et les conseils ont été déterminants pour dénouer l'écheveau de matériaux parfois découverts sous forme un peu brute ou dispersée, et parvenir au final à un ensemble que nous espérons lisible malgré la complexité et la diversité de son contenu. Ils iront tout particulièrement à Monique de Kinkelin, qui nous a

généreusement ouvert ses portes, à Michel Dorson pour ses relectures et ses conseils, à Adam Marquès, dont l'expérience des parasites nous a éclairés sur des points embarrassants, à Marc Weber, dont les conseils ont beaucoup aidé Pierre dans la longue élaboration des dessins, et à notre coordinatrice éditoriale, Caroline Dandurand.



Pierre de Kinkelin (1936-2013).

Chapitre 1

Définition des parasites et contexte épidémiologique de l'infection parasitaire

Au sens général, un parasite est un organisme qui vit aux dépens d'un hôte. Au sens médical et vétérinaire, les parasites comprennent les protistes, les helminthes et les arthropodes qui engendrent des maladies chez l'homme et les animaux. Cette définition est très restrictive car à l'échelle du monde vivant il existe bien d'autres exemples d'organismes obéissant à la définition du mode de vie parasitaire et nous rencontrerons, rien que chez les poissons, des représentants d'autres groupes zoologiques que ceux ainsi définis. Il faut voir, dans cette limitation du statut de parasite aux 3 entités taxonomiques retenues, des raisons historiques, tenant aux méthodes d'études utilisées par les biologistes qui découvraient les organismes parasites. Ces méthodes, essentiellement descriptives, reposaient sur les examens macroscopiques et microscopiques et l'expérimentation sur les cycles biologiques. Elles se révélèrent évidemment inadaptées quand furent découverts les bactéries et les virus. De nouvelles disciplines virent alors le jour (virologie, bactériologie). Aujourd'hui, bien que les méthodes d'études des organismes tendent à s'unifier sous l'impulsion de la biochimie, de la biologie moléculaire et de la phylogénétique, les parasites sont encore considérés et présentés à part, comme en témoigne ce chapitre.

Les parasites se comptent par dizaines de milliers d'espèces chez les êtres vivants et par milliers chez les poissons. Un certain degré de parasitisme est la règle pour tout poisson d'écosystème naturel et, si l'on regarde bien, pour tout poisson d'élevage en milieu aquatique ouvert mais dans certains cas seulement ce parasitisme aboutit à une parasitose clinique.

Pour un parasite, l’initiation d’une maladie parasitaire chez un hôte requiert, de la part du parasite, l’existence d’un pouvoir pathogène tenant à son espèce et à un niveau d’intensité d’infestation suffisant (dose) pour un poisson donné, placé dans des conditions définies. L’expression clinique d’une parasitose à un moment donné est une situation qu’ont facilitée, à la fois, le cycle biologique du parasite, le milieu et la nature de l’hôte. Ainsi, de ce point de vue, les parasites à développement direct (donc transmissibles par contagion) nécessitent-ils une forte densité d’hôtes réceptifs pour engendrer une maladie, condition apportée par l’élevage intensif (écloseries, bassins, cages), à partir du moment où le parasite accède au poisson quelles que soient les circonstances. Si, de plus, le parasite est euryxène, ses probabilités de trouver des poissons cibles réceptifs et d’avoir des organismes sources disponibles, n’en sont que plus élevées. À l’inverse, le succès clinique de l’infection ou de l’infestation par des parasites à cycle hétéroxène dépend de la concentration de la forme infectante de ces parasites dans le milieu aquatique où vivent les poissons cibles et, partant, de l’importance numérique des populations d’hôtes intermédiaires qui les émettent. De ce fait, tous les facteurs favorisant le développement des hôtes intermédiaires d’un parasite hétéroxène donné dans l’écosystème peuvent conduire à l’éclosion d’une parasitose clinique.

Pareille situation a effectivement favorisé la survenue de maladies parasitaires frappant les poissons dans les écosystèmes sauvages et/ou les élevages. Les exemples suivants en témoignent : la bucéphalose larvaire (de Kinkelin *et al.,* 1968) ; la tétracapsuloïdose à *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Hedrick *et al.,* 1993 ; Tops *et al.,* 2006) ; la cératomyxose à *Ceratomyxa shasta ;* les infestations par les caligidés des genres *Caligus* et *Lepeophtheirus* en salmoniculture marine. Le développement de la myxobolose à *Myxobolus cerebralis* dans les cours d’eau de certains États nord-américains comme le Montana (Vincent, 1996) et le Colorado, (Nehring et Walker, 1996) est un autre exemple de maladie parasitaire dépendant de la densité des populations de l’organisme source, l’oligochète *Tubifex tubifex*. Cependant, le risque sanitaire de cette myxobolose s’est trouvé considérablement amplifié par le fait que son agent, qui avait co-évolué en Europe avec la truite commune *Salmo trutta trutta*, rencontrait en la truite arc-en-ciel américaine *Oncorhynchus mykiss*, un hôte d’extrême sensibilité.

Pour les raisons précédentes, le risque de maladie parasitaire est très inégal selon la nature des parasites en cause. De plus, devant l'impossibilité d'effectuer l'étude exhaustive de tous les parasites connus chez les poissons dans le cadre de la présente synthèse, comme le montre la consultation des ouvrages de la liste pourtant limitée qui figure plus loin, nous avons choisi de présenter les groupes d'espèces les plus souvent rencontrés dans des cadres donnés et ceux qui présentent le risque le plus grand. Les éléments fournis facilitent l'approche diagnostique à différents niveaux (phylum, classe, ordre, genre et parfois espèce), mais les critères de genre et d'espèce, qui sont les plus importants au plan épidémiologique, sont généralement affaire de spécialistes.

La présentation ainsi adoptée comporte d'abord un panorama des parasites, suivi des tableaux cliniques qu'ils engendrent et de leur pathogénie, pour aboutir à ce qui permet de comprendre la maladie parasitaire : son étude épidémiologique.

⏩ Méthodes d'étude des parasites

Les premiers ichthyoparasites ont été découverts au cours des observations faites par les zoologistes et les ichthyologistes qui rencontrèrent ces organismes sur les poissons au cours de leurs travaux. Ultérieurement des parasitologistes des animaux se spécialisèrent progressivement en ichthyoparasitologie. Toutefois, la participation des écologistes et des biologistes des pêches demeure une importante source d'information sur la description des ichthyoparasites eux-mêmes et sur la compréhension de leurs cycles biologiques, ainsi que l'ont illustré les connaissances acquises sur les myxozoaires.

De nos jours, les méthodes biophysiques, biochimiques et celles de biologie moléculaire s'appliquent à l'étude des parasites comme à celle des autres organismes, par exemple les virus. Cependant, l'observation et la description morphologique, structurale et ultrastructurale, combinées à l'étude des cycles biologiques prennent une part incontournable dans les recherches parasitologiques. En dehors de leur apport propre au progrès des connaissances, elles forment un socle solide pour l'application des

méthodes de biologie moléculaire en vue du diagnostic et de la classification des ichthyoparasites.

Observation

L'observation directe est un stade incontournable de l'étude des métazoaires parasites. Pour les lamproies, elle peut s'effectuer à l'œil nu. Pour les helminthes et les arthropodes, elle nécessite, le plus souvent, l'usage de la loupe binoculaire et du microscope optique avec des facteurs de grossissement généralement inférieurs à 200 ×. Surtout, la représentation des helminthes et arthropodes en vue de leur identification exige le dessin avec utilisation de la chambre claire. En effet, les éléments d'identification ne figurant généralement pas dans un même plan, la photographie ne saurait les saisir.

Purification

La caractérisation des microparasites peut demander qu'ils soient débarrassés des éléments contaminants provenant des tissus de l'hôte. Les parasites sont extraits des tissus de l'hôte par des traitements physiques, chimiques et enzymatiques. Un niveau de purification supérieur peut ensuite être atteint par l'emploi de la centrifugation différentielle ou en gradient. Un niveau moindre de purification est l'enrichissement qui peut se montrer suffisant pour la numération des parasites, quand la morphologie de ces derniers les différencie nettement de celle des cellules de l'hôte. C'est, par exemple, les cas des cellules de *Tetracapsula bryosalmonae* extraites des reins de poisson infecté.

Culture des parasites

Quelques protistes ichthyoparasites comme les amibes, les *Cryptobia* et les héxamitidés sont directement cultivables sur milieux solides ou semi-solides. Il faut noter que la culture sur milieu artificiel peut entraîner certaines modifications morphologiques gênantes pour la description du

parasite. D’autres organismes, comme *Ichthyophthirius multifiliis*, peuvent être cultivés au contact des cellules explantées de l’hôte ou de lignées cellulaires dérivées de l’espèce hôte. Toutefois, bien plus souvent, *I. multifiliis* est produit au cours d’infections *in vivo* dans des conditions standardisées. C’est également le cas pour les dinoflagellés et d’autres organismes. Les parasites hétéroxènes sont rarement cultivés, mais des passages multiples dans l’espèce hôte intermédiaire effectués au laboratoire peuvent fournir une quantité suffisante de parasites à des fins expérimentales.

Étude des constituants

L’étude des constituants structuraux et enzymatiques des parasites est infiniment plus complexe que celle des organismes procaryotes (bactéries) et des virus. Seule une fraction limitée des constituants des ichthyoparasites est bien définie. Il s’agit, le plus souvent, de protéines fonctionnelles associées à des fonctions enzymatiques ou faisant partie de structures liées à l’attachement sur l’hôte et la pénétration dans ses tissus. L’étude des acides nucléiques s’est, en général, limitée à celle des gènes associés aux fonctions parasitaires majeures dans le contexte pathogénique ou encore à celle de séquences de gènes ribosomiques, mitochondriaux ou enzymatiques utilisées pour la taxonomie ou les analyses phylogénétiques.

Protéines

L’étude des protéines parasitaires implique la mise en œuvre de méthodes d’isolement, de purification et d’épreuves fonctionnelles. Ces méthodes comprennent divers procédés de chromatographie, la filtration, la centrifugation, l’ultracentrifugation et l’électrophorèse. Les préparations enrichies de la protéine recherchée ou la protéine pure sont alors étudiées pour leur pouvoir immunogène chez l’hôte ou soumises à des épreuves fonctionnelles utilisant des ligands bien choisis. Le pouvoir immunogène peut également être éprouvé, et c’est son intérêt principal, chez des espèces animales non concernées par la parasitose, comme le lapin ou la souris, pour produire des anticorps spécifiques de ces protéines qui constitueront

autant de sondes immunologiques utilisables en épidémiologie et en pathogénie de l'infestation : diagnostic ; localisation du parasite dans les hôtes ; blocage de fonctions parasitaires, par exemple les antiprotéases.

Génome parasitaire

Aucun génome parasitaire complet n'a encore été séquencé, mais des travaux sont en cours concernant ceux des protistes flagellés *Spironucleus vortens* et *S. salmonicida* Un nombre encore limité, bien qu'en rapide augmentation, de gènes d'ichthyoparasites a été étudié et les gènes concernés sont principalement ceux présumés avoir un intérêt pathogénique, ainsi que ceux permettant la diagnose parasitaire chez les protistes et organismes métazoaires larvaires ou de petite taille, et les déductions phylogénétiques comme les gènes ribosomaux ou mitochondriaux.

Étude du pouvoir pathogène

L'infection/infestation expérimentale du poisson constitue une étape clé de l'établissement des caractéristiques d'un parasite et de la maladie qu'il provoque. Selon le cycle biologique du parasite, ses stades infestants peuvent être produits sur le poisson atteint lui-même (cycle de développement direct) ou à partir d'un hôte intermédiaire (développement des parasites hétéroxènes). Les stades infestants pour le poisson peuvent ainsi être récoltés, dénombrés, puis confrontés à un poisson immunologiquement naïf vis-à-vis du parasite. Réciproquement, les stades parasitaires collectés à partir du poisson peuvent être déterminants pour apporter l'information en vue d'infester l'hôte alternatif. De telles études expérimentales, en conditions bien définies, apportent l'information nécessaire pour comprendre l'épidémiologie (sensibilité et facteurs de risque de la transmission), la pathogénie, la prophylaxie et la thérapeutique de l'atteinte parasitaire. L'exemple de la myxobolose à *Myxobolus cerebralis* illustre ce que la maîtrise de l'infestation expérimentale peut apporter à la compréhension des mécanismes présidant à la survenue d'une parasitose et aux possibilités de prévention qui en découlent.

⏩ Panorama zoologique des ichthyoparasites

Les ichthyoparasites se recrutent parmi des protistes et des métazoaires appartenant aux taxons présentés ci-après selon une classification classique et son équivalence phylogénétique actuelle. En effet, la classification des organismes évolue vers un système associant les caractères morphologiques et structuraux aux résultats de la phylogénétique moléculaire (Cavalier-Smith, 2003 ; Adl *et al.*, 2005 ; Adl *et al.*, 2007 ; Lecointre et Le Guyader, 2006). Dans ce système, les eucaryotes se trouvent répartis en 6 super-groupes dont quatre (amoebozoa, opisthokonta, chromalveolata et excavata) renferment des ichthyoparasites. Les subdivisions taxonomiques classiques (phylum, classe, ordre, etc.) disparaissent pour se trouver remplacées par des groupements de 1er, 2e, 3e, 4e, 5e rang, etc. Les organismes, qui composaient chacune des subdivisions taxonomiques antérieures, se retrouvent, le plus souvent, associés dans un même segment de la nouvelle classification. Le tableau 1 illustre cette tentative de correspondance entre les appellations taxonomiques classiques et les nouvelles appellations cladiques en ce qui concerne les protistes. Pour ces derniers, de nouvelles propositions d'affectation taxonomique continuent d'être offertes (Burki *et al.*, 2007 ; Yoon *et al.*, 2008 ; Shalchian-Tabrizi *et al.*, 2008 ; Baldauf, 2008 ; Cuvelier *et al.*, 2008 ; Kim et Graham, 2008 ; Walker *et al.*, 2011 ; Adl *et al.*, 2012 ; Gómez, 2012), montrant que la situation est loin d'être figée. Comme on peut le penser, tout cela ne va pas sans quelques contradictions et il faut toujours un peu de temps pour qu'un accord se dessine sur le statut exact de certains groupes particulièrement délicats à positionner. C'est pourquoi nous avons choisi, aussi provisoires qu'ils soient, de nous référer à des schémas formulés depuis déjà quelques années, quitte à signaler dans le corps du texte les exemples faisant actuellement l'objet de débats.

Tableau 1. Place des protistes ichthyoparasites dans les systèmes de classification classique et moléculaire.

	Systèmes de classification
Présentation	**Classique**

dans le livre				
	Phylum - S/P	**Classe/sous-classe**	**Ordre - S/O**	I
Amibes	RHIZOPODA	Archamoeba	Probionta	F
		Lobosa Gymnamoebia	Amoebida	F
			Amoebida Thecina	T
			Amoebida Tubulina	F
			Schizopyrenida	V
Microsporidies	MICROSPORA	Microsporea Microsporidia	Aquasporida, Groupe 1	F
			Aquasporida, Groupe 2	C
			Aquasporida, Groupe 3	C
				C
				C
			Aquasporida, Groupe 4	S
				C
			Groupe polyphylétiqu	
			Terrasporidia, Groupe 5	F
Ciliés	CILIOPHORA Intramacronucleata	Kinetophragminophorea Hypostomata	Cyrtophorida	F
			Dysteriida	C
			Suctorida	T
				D
				T
		Oligohymenophorea Hymenostomatia	Hymenostomatida Ophryoglenina	C
				C
				F
				D
				F
				I
			Hymenostomatida Tetrahymenina	T
			Scuticociliatida	C
				F

(1) 0 = absence de ces organismes dans le document cité.

(2) Gong *et al.* (2006 et 2010), Zhan *et al.* (2009), ainsi que Tang *et al.* (2013), sur la base des résultats d'analyses phylogénétiques, proposent de créer deux groupes équivalents, les péritriches et les mobilides.

Les mycètes et les mésomycétozoaires ainsi que les zoomycètes (ces derniers placés maintenant avec les opalines parmi les stramenopiles) ne figurent pas dans ce tableau car devant être traités séparemment.

Tableau 1B. Classifications comparées des dinoflagellés. A. D'après Gomez, 2012 ; Adl *et al.*, 2005. B. D'après Gomez, 2012 ; Adl *et al.*, 2012.

A

Selon Gomez, 2012					
	Phylum - S/P	Classe/sous-classe	Ordre	Famille	Genre
Dinoflagellés	Dinoflagellata	Duboscquella	Duboscquellales	Duboscquellaceae	*Ichthyoc*
		Dinophyceae	Dinococcales	Symbiodiniaceae	*Piscinoc*
			Thoracosphaerales	Oodiniaceae	*Crepido*
					Amylooc
					Pfiesteri
			Gonyaulacales	Goniodomataceae	*Alexand*
			Gymnodiniales	Gymnodiniaceae	*Gymnod*
			Dinophysales	Dinophysaceae	*Dinophy*

B

Selon Gomez, 2012					
Dinoflagellés	Dinoflagellata	Duboscquella	Duboscquellales	Duboscquellaceae	*Ichthyoc*
		Dinophyceae	Dinococcales	Symbiodiniaceae	*Piscinoc*
			Thoracosphaerales	Oodiniaceae	*Crepido*
					Amylooc
					Pfiesteri
			Gonyaulacales	Goniodomataceae	*Alexand*
			Gymnodiniales	Gymnodiniaceae	*Gymnod*
			Dinophysales	Dinophysaceae	*Dinophy*

0 = absence de ces organismes dans le document cité

Pour des raisons pratiques, les têtes de section de ce panorama parasitologique portent l'appellation commune française et leur filiation scientifique est indiquée à la ligne suivante.

Chapitre 2

Les protistes icthyoparasites

⏵⏵ Les amibes, phylum Rhizopoda (von Siebold, 1845) Haeckel, 1866 - Amoebozoa Lühe, 1913

Caractéristiques communes aux amibes

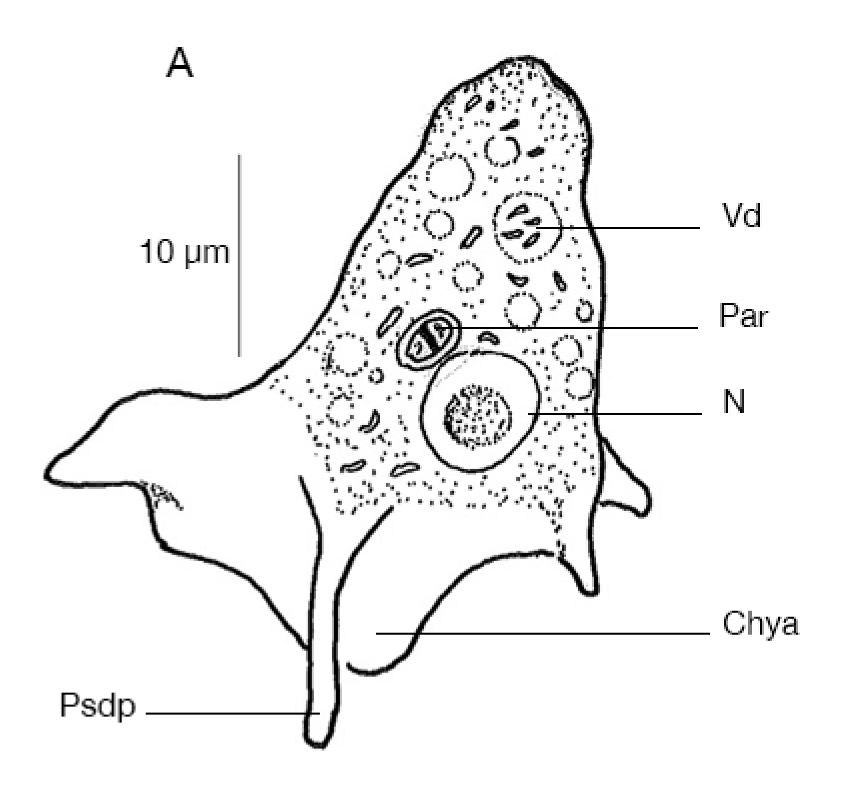
Les amibes constituent un groupe polyphylétique de micro-organismes nus ou recouverts d'une thèque ou test, mobiles par amiboïsme. L'amiboïsme est la propriété d'émettre des prolongements cytoplasmiques plus ou moins ramifiés, les pseudopodes, permettant le déplacement et la capture de proies. Les amibes, le plus souvent mononucléées, mais parfois polynucléées, contiennent des inclusions cellulaires (parasomes et trichocystes) et forment des kystes de résistance. Chimio-organotrophes, elles s'alimentent par phagocytose, ont une digestion intracellulaire, leur respiration et leur excrétion s'effectuant par diffusion. La reproduction est presque toujours asexuée et la reproduction sexuée, quand elle existe, comporte des gamètes flagellés ou amiboïdes. La plupart des milliers d'espèces d'amibes existantes vivent en commensales sur les organismes vivants ou fixées sur tous les supports offerts par les écosystèmes aquatiques ou terrestres en captant des proies vivantes, la plupart du temps des bactéries ou des débris organiques variés.

Au plan taxonomique, les amibes étaient classiquement rangées dans le phylum des rhizopodes (Rhizopoda Haeckel, 1866). Maintenant, la plupart de ces rhizopodes sont affectées au super-groupe des Amoebozoa ou

Amoebozoaires, mais il s’en trouve une minorité dans le super-groupe des Excavata Cavalier-Smith, 2002, emend. Simpson, 2003 ou Excavobiontes (tableau 1).

Les amibes ichthyoparasites

Diverses amibes ecto- ou endocommensales ont donc été observées chez les poissons. Lom et Dyková (1992) en dénombraient une dizaine de genres, constitués de cellules d’un diamètre de 15 à 25 µm. Parmi ces genres, on peut citer *Neoparamoeba* Page, 1987 (figure 1), *Entamoeba* Casagrandi et Barbagallo, 1895 (figure 2), *Hartmannella* Alexeieff, 1912 (figure 3) et *Vahlkampfia* Chatton et Lalung-Bonnaire, 1912 (figure 4). Les premiers genres figurent parmi les Amoebozoaires et, le dernier, parmi les Excavobiontes. Néanmoins, l’identification des amibes sur des critères morphologiques est une entreprise délicate qui demande la mise en culture de l’organisme. Aussi, la diagnose de l’espèce responsable d’une maladie sur ces bases au sein d’un genre, demeure-t-elle impossible s’il n’a pas été possible d’isoler cette espèce en culture. C’est ce qu’a récemment montré l’étude étiologique d’une amibiose branchiale.


A
10 µm
Vd
Par
N
Chya
Psdp

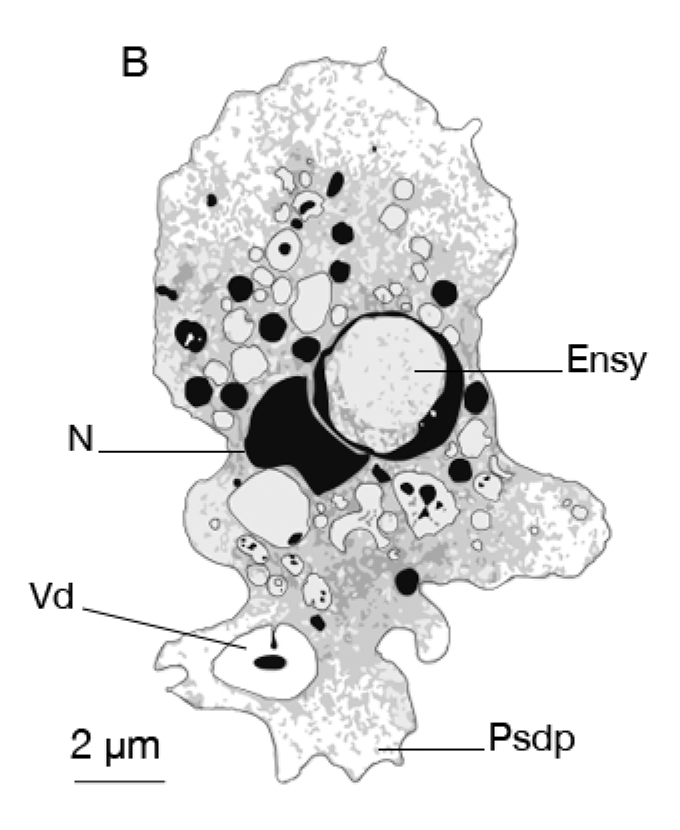


Figure 1. *Neoparamoeba pemaquidensis* (Amoebozoa, Flabellinea, Dactylopodida, Amoebididae).

A. Trophozoïte mobile formant de longs pseudopodes et présentant le tiers antérieur aplati et le reste du corps renflé. D’après Page, 1970. B. Dessin d’une coupe ultrafine de trophozoïte d’amibe *Neoparamoeba*. D’après une électromicrographie de Dyková *et al.,* 2005.

Chya, cytoplasme hyalin (région antérieure) ; Ensy, endosymbionte ; N, noyau ; Par, parasome ; Psdp, pseudopode ; Vd, vacuole digestive avec bactéries.

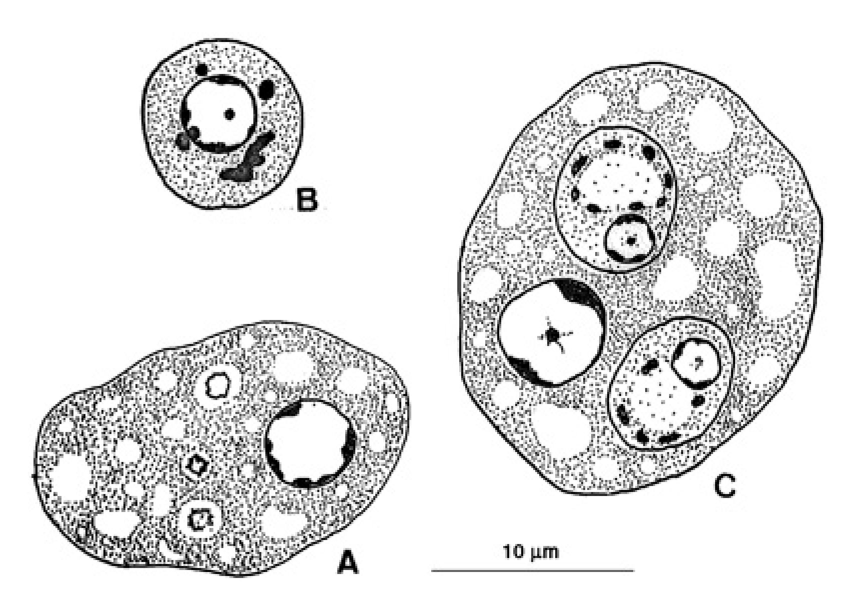


Figure 2. ***Entamoeba gadi*** **(Amoebozoa, Entamoebida, Entamoebidae).**

A. Trophozoïte mobile avec vacuoles alimentaires. B. Kyste avec corps chromatoïdes. C. Grand trophozoïte présentant 2 kystes mononucléés récemment ingérés et des vacuoles digestives. D'après Bullock, 1966.

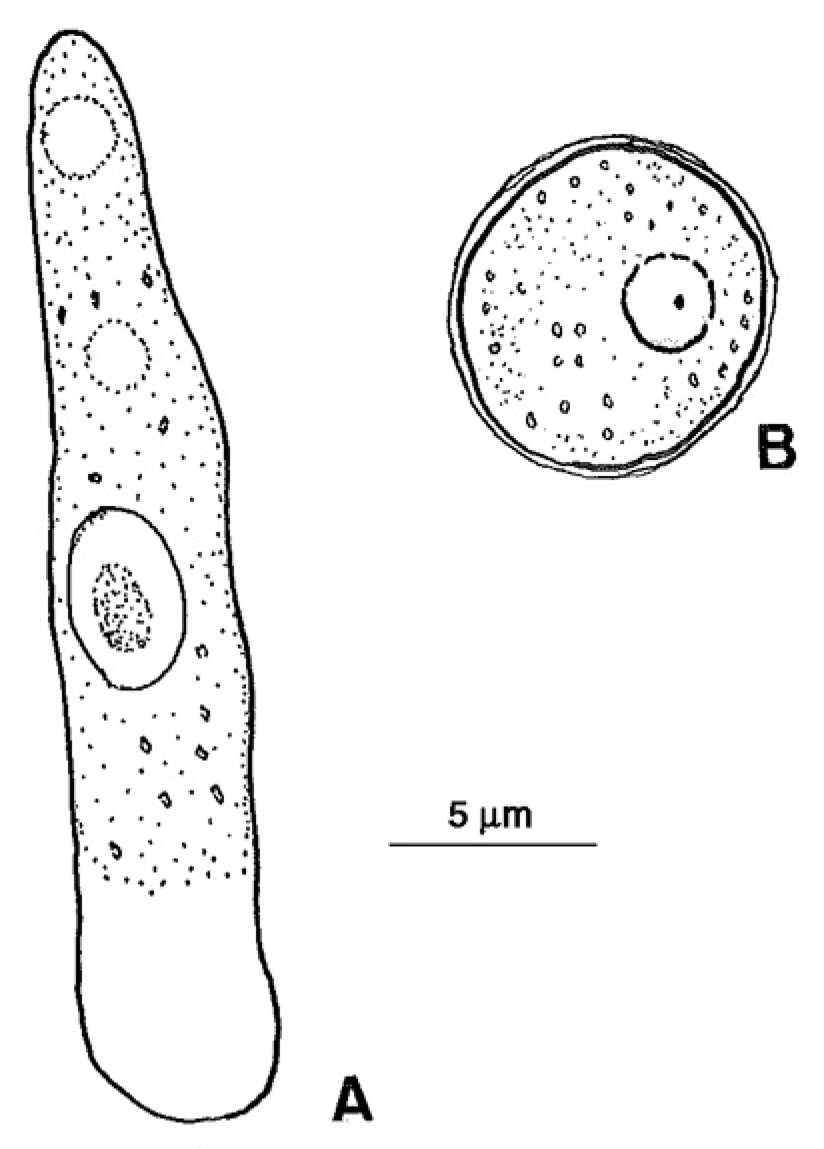


Figure 3. ***Hartmannella vermiformis*** **(Amoebozoa, Tubulinea, Tubulinida, Hartmannellidae).**

A. Trophozoïte mobile, généralement unipode. B. Kyste à noyau peu distinct, la double couche kystique représentée n'apparaît que chez certains individus. D'après Page, 1967.

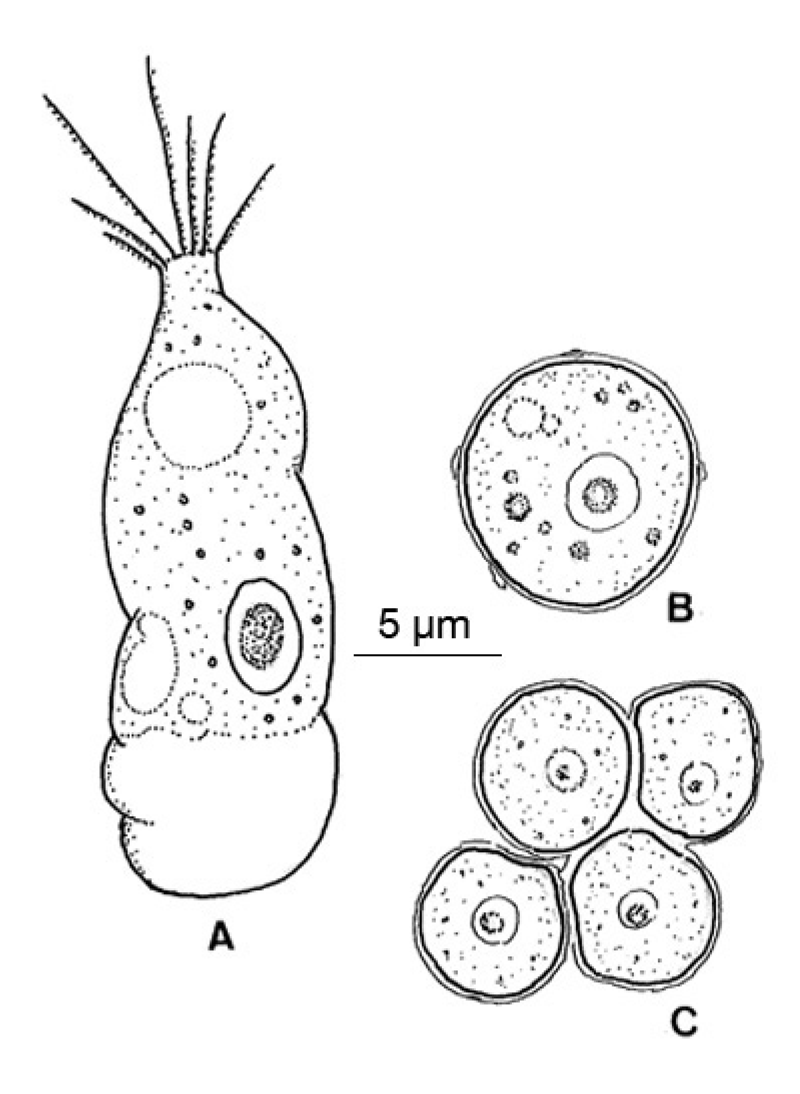


Figure 4. ***Vahlkampfia avara*** **(Excavata, Heterolobosea, Vahlkampfiidae).**

A. Trophozoïte unipode mobile à déplacement rapide. B. Kyste à paroi mince, revêtu à l'extérieur d'une fine couche externe d'apparence gélatineuse à laquelle adhère du matériel étranger. C. Amas de kystes. D'après Page, 1967.

L'implication pathologique des amibes pour le poisson est restée incertaine jusqu'à ce que se dégage une entité clinique nommée *amoebic gill disease* sévissant en salmoniculture marine (voir Les affections de la sphère branchiale : branchites parasitaires). Cette maladie a été attibuée à *Paramoeba pemaquidensis* Page, 1970 (Kent *et al.*, 1988), devenu plus tard, *Neoparamoeba pemaquidensis* Page, 1970. Les organismes du genre *Neoparamoeba* se caractérisent par la présence d'un parasome au voisinage du noyau, organite que Hollande (1980) a identifié comme un symbionte, *Perkinsiella amoebae* Hollande, 1980. Un même trophozoïte peut renfermer

plusieurs parasomes (Dyková *et al.*, 2000). Depuis la première implication de *N. pemaquidensis* dans l'étiologie de *l'amoebic gill disease*, la prévalence de la maladie est en progression, de même que son impact sur la pisciculture marine dans le monde, ainsi qu'il ressort des publications faites sur ce sujet (Dyková *et al.*, 2005). Cependant, si des organismes du genre *Neoparamoeb*a étaient bien associés aux cas d'amibiose branchiale enregistrés, *N. pemaquidensis* n'était pas la seule espèce et, en fait, c'est à *Neoparamoeba perurans* n. sp. Young, Crosbie, Adams, Nowak et Morrison, 2007 que revenait finalement la responsabilité de la maladie. Ce sont les études génétiques qui ont permis finalement d'atteindre ce résultat. En effet, jusqu'à la réussite de sa mise en culture (Crosbie *et al*., 2012), *N. perurans* figurait parmi les amibes non cultivables régulièment associées aux cas d'amibiose branchiale rencontrés dans le monde (Young *et al.*, 2008), échappant aux possibilités d'identification sur des bases morphologiques après isolement sur milieu artificiel (Young *et al.*, 2007).

⏩ Les microsporidies, phylum Microsporidia (Balbiani, 1882) Weiser, 1977 ou phylum Microspora Sprague, 1977

Eukaryota ; Opisthokonta ; Fungi ; Microsporidia

Caractéristiques communes aux microsporidies

Traditionnellement, les microsporidies ont été considérées comme un groupe de protistes dépourvus de mitochondries intégrales, mais possédant des organelles dans lesquels se déroulent des processus enzymatiques évoquant ceux des mitochondries (Williams *et al.* 2002). Leur développement, obligatoirement intracellulaire, aboutit, par l'intermédiaire de stades plasmodiaux mesurant jusqu'à 50 µm de long, à l'édification de spores ovoïdes ou ellipsoïdes, longues de 2 à 5 µm (sauf des macrospores qui atteignent 10 µm). Ces spores sont délimitées par une paroi à double couche comportant une couche exosporale riche en matériel protéique et

une endosporale, épaisse et chitineuse. La spore contient un sporoplasme mono- ou binucléé, ainsi qu'un appareil d'extrusion composé d'un tube polaire, d'un disque d'ancrage, d'un agrégat de membranes appelé polaroplaste, et, enfin, d'une vacuole, la vacuole postérieure (figures 5 et 6).

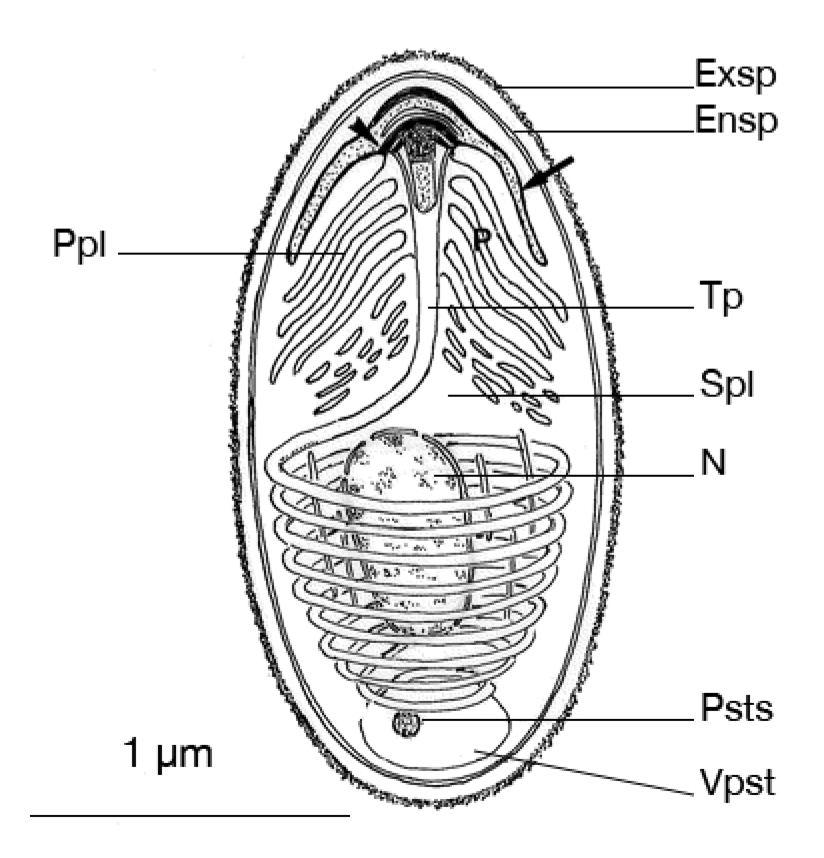


Figure 5. Spore de microsporidie.

Le tube polaire est enroulé en spirale, dans la moitié postérieure de la spore, et droit dans l'axe de la partie antérieure. Il s'insère sur un disque d'ancrage (pointe de flèche) recouvert d'une membrane en forme de chapeau de champignon (flèche). La partie rectiligne du tube polaire est entourée par le polaroplaste, formation composée d'un empilement de matériel membranaire. D'après Lom et Corliss, 1967.

Ensp, endospore ; Exsp, exospore ; N, noyau ; Ppl, polaroplaste ; Spl, sporoplasme ; Tp, tube polaire ; Vpst, vacuole postérieure et son inclusion, le postérosome (Psts).

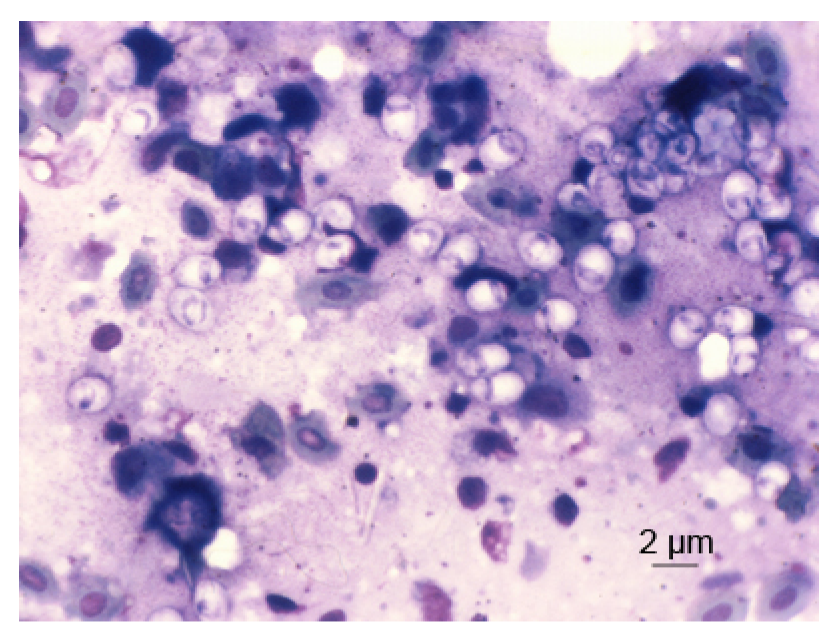


Figure 6. ***Heterosporisfinki*** **(Microsporidia, Pleistophoridae).**

Photomicrographie de spores dans une empreinte de muscle dorsal de scalaire *Pterophyllumscalare* infecté.

Chez l'hôte réceptif, l'appareil d'extrusion dévagine le tube polaire qui agit à la manière d'une aiguille de seringue pour inoculer le sporoplasme à la future cellule hôte. Le cycle biologique débute alors et comporte deux phases (tableau 2) : la mérogonie et la sporogonie (Canning et Lom, 1986 ; Keeling et Fast, 2002). Une fois dans la cellule hôte, le sporoplasme est appelé méronte. C'est une cellule arrondie ou allongée, dotée d'un réticulum endoplasmique peu développé ; sa membrane plasmique est souvent simple, mais, chez certains genres ichthyoparasites, elle présente une interface particulière avec le cytoplasme de la cellule hôte. Le méronte évolue selon des modalités variables avec l'espèce de microsporidie considérée : fission binaire, simple ou multiple, ou formation de plasmode et plasmotomie. La mérogonie implique une association étroite due à un contact direct entre les organites de la cellule hôte et les stades parasitaires. Chez *Glugea* Thélohan, 1891, ils sont entourés d'une citerne du réticulum endothélial. Dans quelques rares cas comme celui de *Pleistophora intestinalis* Chatton, 1907, le parasite est inclus dans une vésicule parasitophore ou VSP dès ce stade (Larsson *et al.*, 1996), mais le plus souvent, la VSP n'apparaît que pendant la sporogonie. Dans certains genres, les mérontes sont entourés d'un revêtement épais et amorphe qui forme, plus tard, la paroi du sporonte. Ce revêtement peut croître à l'extrême et

inclure ainsi de nombreux stades mérogoniques, puis sporogoniques, en devenant ainsi le sporophorocyste, espace délimité par une enveloppe d'origine parasitaire. La mérogonie peut aboutir à l'envahissement de l'ensemble du tissu infecté sauf, peut-être, chez les microsporidies formant des xénomes (Lom et Dyková, 2005). Le stade ultime de la mérogonie est la formation du sporonte.

Tableau 2. Phases du cycle biologique des principaux genres de microsporidies ichthyoparasites.

Groupe		**1**		**2**	**3**
Famille		Pleistophoridae		Glugeidae	Clade
Genre		*Heterosporis* Schubert, 1969	*Pleistophora* Gurley, 1893	*Glugea* Thélohan, 1891	*Loma* Gurley
Spore		Mononucléée			
Mérogonie	Noyaux	Simples pendant toute la mérogonie			
	Site cellulaire	Cytoplasme : sporophorocyste dans VSP (1)	Cytoplasme, les méronte étant seulement séparés (cellulaires par leur membrane plasmique		
	Modalités évolutives du méronte	Divisions répétées du noyau, puis du cytoplasme (1)	Plasmotomie dans plasmode	Production de cellules mononucléées par constriction du méronte plurinucléé	Divisio méront plurinu plasmo
Sporogonie	Noyaux	Simples pendant toute la sporogonie			
	Microhabitat	Cytoplasme, dans une vésicule sporophore (VSP)		Cytoplasme d'une cellule (V taille variable	
		En amas formant un sporophorocyste (2)	Individualisée dans une vésicule sporophore	Éléments ponctiformes à sphériques allant jusqu'à 4 mm de diamètre dans les téguments et les viscères	Élémer poncti dissém les bra viscère
	Modalités évolutives du plasmode	Division asexuée	Plurisporoblastique par segmentation du plasmode	Plurisporoblastique et fission binaire multiple des sporoblastes	Plurisp dans p plurinu fission dans V
	Nombre de sporoblastes par plasmode	Non déterminé	> 4	Nombreux	

	Nombre et type de spores par sporoblaste	8 macrospores, 16 micro-spores ou plus dans la VSP	Environ 200 micro-spores ou 8 macrospores dans la VSP	Élevé	1
	Type d’infection chez l’hôte	Diffus	Diffus	Xénomique	
Figures		290		250	

VSP : vésicule sporophore.
(1) Miller, 2009 ; (2) Canning et Lom, 1986 ; (3) suspicion d’intervention de crustacés copépodes dans le cycle biologique (Nylund *et al.*, 2010).

Le sporonte diffère du méronte par la présence d’une couche de matériel amorphe sécrété à l’extérieur de sa membrane cellulaire externe. Ce matériel persiste pour former plus tard la couche externe de la spore ou exospore. La sporogonie se déroule, soit au contact direct des organites cellulaires, soit à l’intérieur de la VSP. Le sporonte est doté, soit d’un noyau simple, soit d’un diplocaryon. Il se divise, soit par fission binaire, soit par l’intermédiaire de stades multinucléés (plasmodes sporogoniaux). Ces divisions conduisent au sporoblaste, précurseur de la spore. Le sporoplaste se distingue par l’existence d’une couche externe opaque aux électrons qui devient la couche exosporale de la spore achevée. Son processus de maturation conduit à la synthèse des organites constitutifs de la spore, et, entre autres, à la formation du filament polaire et de la vacuole postérieure à partir de son appareil de Golgi.

Le développement de certaines microsporidies, telles *Glugea* Thélohan, 1891, *Loma* Gurley, 1893, *Spraguea* Vàvra et Sprague, 1976, provoque, chez leur hôte, la formation de xénomes ou complexes xénoparasitaires. Ces xénomes correspondent à la réaction de l’hôte et se traduisent par la cytomégalie d’une seule cellule dont l’organisation vise à préserver son noyau. Chaque xénome renferme un mélange centripète de stades évolutifs du parasite et de spores délimité par la membrane cellulaire, bordée extérieurement par une enveloppe de tissu conjonctif de l’hôte. En pratique, les xénomes apparaissent comme des formations sphériques plus ou moins volumineuses, parfois visibles à l’œil nu dans les tissus parasités.

Au plan taxonomique, les microsporidies sont des champignons ou **Fungi** (Gill et Fast, 2006) et forment un groupe de 2e rang du super-groupe des opisthocontes, **Opisthokonta** Cavalier-Smith, 1987, emend. Cavalier-Smith and Chao, 1995, emend. Adl *et al.*, 2005 (Adl *et al.*, 2005 ; Lecointre et Le Guyader, 2006) (tableau 1). Le groupe des microsporidies comprend 150 genres et plus de 1 200 espèces parasites de protistes, d'invertébrés et de vertébrés, mais principalement d'arthropodes et de poissons (tableau 3). Se fondant sur une analyse génétique, Vossbrinck et Debrunner-Vossbrinck (2005) les divisent en trois classes : les **Aquasporidia** sensu Vossbrinck and Debrunner-Vossbrinck, 2005, les **Marinosporidia** sensu Vossbrinck and Debrunner-Vossbrinck, 2005 et les **Terresporidia** sensu Vossbrinck and Debrunner-Vossbrinck, 2005. La distinction entre ces trois classes est fondée sur le milieu dans lequel évoluaient les organismes initialement parasités. Ainsi, dans la majorité des cas, les **Aquasporidia** sont parasites d'organismes d'eau douce, les **Marinosporidia** d'organismes d'eau de mer et les **Terresporidia** d'organismes terrestres, principalement d'insectes. Cette analyse phylogénétique, réalisée sur 125 espèces, permet de situer la grande majorité des microsporidies reconnues ichthyoparasites dans la classe des **Aquasporidia** (tableau 3), à l'exclusion du genre *Nucleospora* qui se retrouve dans celle des **Terresporidia**.

Tableau 3. Panorama des microsporidies ichthyoparasites, de leurs biotope, aire géographique, hôtes et microhabitat. D'après Lom, 2002 ; Lom et Nilsen, 2003 ; Vossbrinck et Debrunner-Vossbrinck, 2005.

Classe	Groupe	Famille	Genre	Xénome (1)	(2)	Milieu et ai géographiqu
Aquasporidia	1	Pleistophoridae	*Heterosporis**	N	6	Dulçaquico Europe, Amérique d Nord, Asie
			Ovipleistophora	N	1	Dulçaquico holarctique
			*Pleistophora**	N	33	Tous milieu mondiale
	2	Glugeidae	*Glugea**	O	39	Tous milieu mondiale

	3	Clade 1	*Loma**	O	19	Tous milieu mais surtou marin : mondiale
		Clade 2	*Ichthyosporidium*	O	2	Marin : Atlantique l et mers connexes, Méditerrané et mers connexes, n Noire
			Pseudoloma	O	1	Dulçaquicol Amérique d Nord
		Clade 3	*Loma acerinae*	O	1	Dulçaquicol holarctique
	4	Spragueidae	*Spraguea**	O	1	Marin : Atlantique e mers connexes, Méditerrané et mers connexes

(1) présence de xénomes : O = oui, N = non ; (2) nombre d’espèces actuellement connues ; * développé dans le texte.

Les microsporidies ichthyoparasites

Après de nombreuses révisions terminologiques et à la suite des travaux de Lom (2002), puis de Lom et Nilsen (2003), 14 genres (80 espèces dénommées, plus 29 espèces classées « sp.») ont été reconnus chez les poissons, auxquels il convient d’ajouter le groupe *Microsporidium* Balbiani, 1881, ensemble d’une quarantaine d’espèces d’organismes en attente de positionnement phylogénétique (tableau 3). Des représentants des genres *Jirovecia* Weser, 1977, *Nosemoides* Vinckier, 1975 et *Thelohania*

Henneguy, 1892, ont été décrits chez des poissons mais leur position taxonomique paraissait discutable (Dyková, 1995).

Six genres, fréquemment rencontrés, sont plus spécialement présentés ci-après (tableau 2). Le diagnostic de genre repose sur les caractéristiques de la mérogonie et de la sporogonie. L'histologie, la microscopie électronique et, maintenant, la biologie moléculaire sont nécessaires à l'identification des microsporidies qui implique, d'une part, l'observation des phases du développement et, de l'autre, des analyses génétiques.

Groupe 1 - Les pléistophoridés, Pleistophoridae Stempell, 1909

Heterosporis Schubert, 1969

Les noyaux restent isolés pendant la sporogonie et forment des hétérocaryons durant la mérogonie. Cette dernière, mal connue, est suivie d'une sporogonie comportant des plasmodes plurinucléés donnant naissance à 8 macrospores et, plus rarement, à 16 microspores ou davantage au sein d'une VSP, dans laquelle se forment les sporoblastes et les spores, tous deux à paroi épaisse. Parasites des poissons d'eau douce, les *Heterosporis* infectent les tissus qui sont remplacés par des amas de VSP avec leurs spores mononucléées, des noyaux cellulaires et des débris, au sein d'un sporophorocyste (voir Les affections de la musculature squelettique et Néoformations associées à l'infestation parasitaire).

Pleistophora Gurley, 1893

Dans ce genre, les noyaux restent isolés au cours du développement. Les méronites sont des plasmodes arrondis, dotés d'une épaisse paroi amorphe extérieure à leur membrane plasmique. Cette paroi s'individualise au début de la sporogonie pour délimiter la VSP. La sporogonie, plurisporoblastique, s'effectue par segmentation du plasmode sporogonial, aboutissant à la formation d'un nombre variable et généralement élevé de spores dans la vésicule, sauf cas rare dans lequel une sporogonie octosporoblastique aboutit à des macrospores. Les spores sont mononucléées. La

pléistophorose est une infection diffuse n'induisant pas la formation de xénomes chez les poissons de mer et d'eau douce.

Groupe 2 - Les glugéïdés, Glugeidae Thélohan, 1892

Glugea Thélohan, 1891

Chez les organismes du genre *Glugea*, les noyaux restent isolés pendant tout le cycle de développement (mérogonie et sporogonie). Leurs méronte, cylindriques, sont entourés de citernes issues du réticulum endoplasmique de la cellule hôte. Leur sporogonie, polysporoblastique, comporte la division binaire multiple du plasmode sporogonial plurinucléé, qui aboutit à la formation de nombreux sporoblastes mères. Ces derniers se divisent en sporoblastes qui évoluent ensuite en spores mononucléées dont le nombre final est généralement élevé. L'infection touche diverses espèces de poissons dulçaquicoles et marins engendrant des xénomes dont le diamètre peut atteindre 4 mm (voir Kystes).

Groupe 3 - Loma

Loma Morrison et Sprague, 1981

Le développement de ces organismes ne comporte que des noyaux isolés. Au cours de la mérogonie, les mérontes mononucléés, séparés du cytoplasme de la cellule hôte par une simple membrane plasmique, évoluent en plasmodes plurinucléés. La sporogonie, plurisporoblastique, engendre 8 à 16 sporoblastes aboutissant à autant de spores mononucléées (figure 7). L'infection engendre la formation de xénomes punctiformes (voir Les affections de la sphère branchiale : branchites parasitaires) et sévit surtout chez les poissons marins.

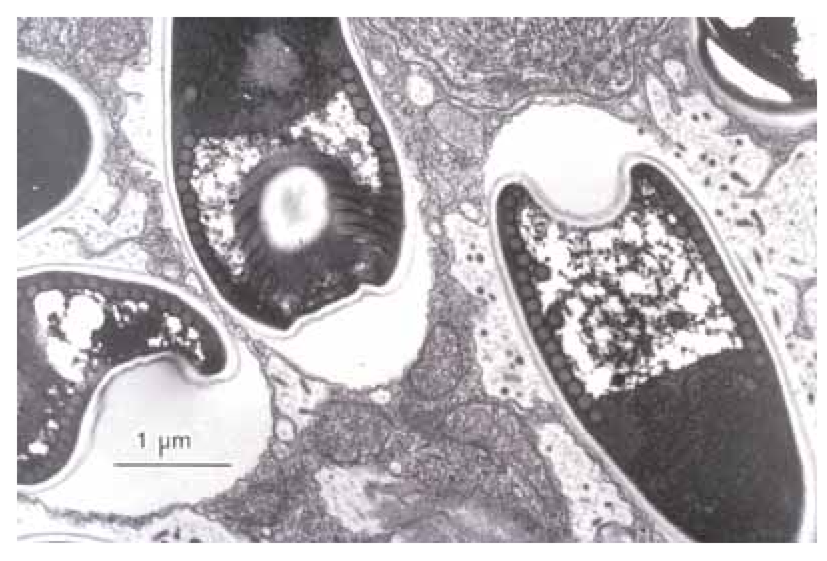


Figure 7. *Loma salmonae* (Microsporidia, clade Loma).

Électromicrographie d’une coupe ultrafine de xénome branchial de truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* montrant 2 spores.

Groupe 4 - Les spraguéïdés, Spragueidae Weissenberg, 1976

Spraguea Vàvra et Sprague, 1976

Les noyaux restent isolés pendant la mérogonie, mais le cycle biologique est encore mal connu. La mérogonie est suivie d’une sporogonie plurisporoblastique pendant laquelle le plasmode se clive radialement en sporontes donnant des spores mononucléées ovoïdes ou de petites spores incurvées binucléées. Parasites des neurones et des ganglions cérébraux et spinaux des baudroies (lophiidés), les spragueas induisent des xénomes (voir Les affections du système nerveux central ⟳) dont la présence ne semble pas engendrer de signes cliniques notables (Freeman *et al.,* 2004).

Groupe 5 - Les entérocytozoonidés, Enterocytozoonidae Cali et Owen, 1990

Cette famille n’a longtemps compris, chez les poissons, qu’un seul genre, *Nucleospora* ; mais un autre agent, soupçonné dès 2003 chez le pou du saumon, *Lepeophtheirus salmonis* (Freeman *et al.*, 2003), a été décrit

indépendamment sous les noms de *Desmozoon lepeophtherii* Freeman et Sommerville, 2009 et de *Paranucleospora theridion* Nylund *et al.*, 2010, la première fois en Écosse chez *Lepeophtheirus* et sur saumons atlantiques *Salmo salar,* la seconde fois en Norvège, également chez *Salmo salar*, ce qui fut confirmé en Écosse par Matthews *et al.* (2013). La liste n'est vraisemblablement pas close puisque l'entérocytozoonidé,*Nucleospora cyclopteri* Freeman, Kasper and Kristmundsson, 2013 vient d'être décrit chez le lompe sauvage *Cyclopterus lumpus*, dans les eaux islandaises (Freeman *et al.*, 2013 ; Freeman et Kristmundsson, 2013).

Nucleospora Hedrick, Groff and Baxa, 1991

Le genre est représenté chez les poissons par *Nucleospora salmonis* Hedrick, Groff and Baxa, 1991, antérieurement décrit comme *Enterocytozoon salmonis* (Chilmonczyk *et al.*, 1991). Chez *Nucleospora*, la spore est mononucléée et les noyaux restent isolés au cours du développement qui est intranucléaire chez la cellule hôte, généralement un leucocyte ou une cellule lymphoblastique (figure 8 et voir Les affections du système circulatoire). Les éléments précurseurs de l'appareil d'extrusion se forment préalablement à la sporogonie plurisporoblastique effectuée par fission multiple du plasmode sporogonial plurinucléé. Chaque sporoblaste donne une spore. Les nucléosporoses induisent, chez les poissons marins et dulçaquicoles, des viscéromégalies diffuses, résultant de la prolifération des cellules infectées. *Nucleospora salmonis* est la nucléospore la plus connue (voir Les affections du système circulatoire ⮊). Le spectre d'hôtes de ces parasites s'étend maintenant aux crustacés (Stentiford *et al.*, 2007 ; Stentiford et Bateman, 2007).

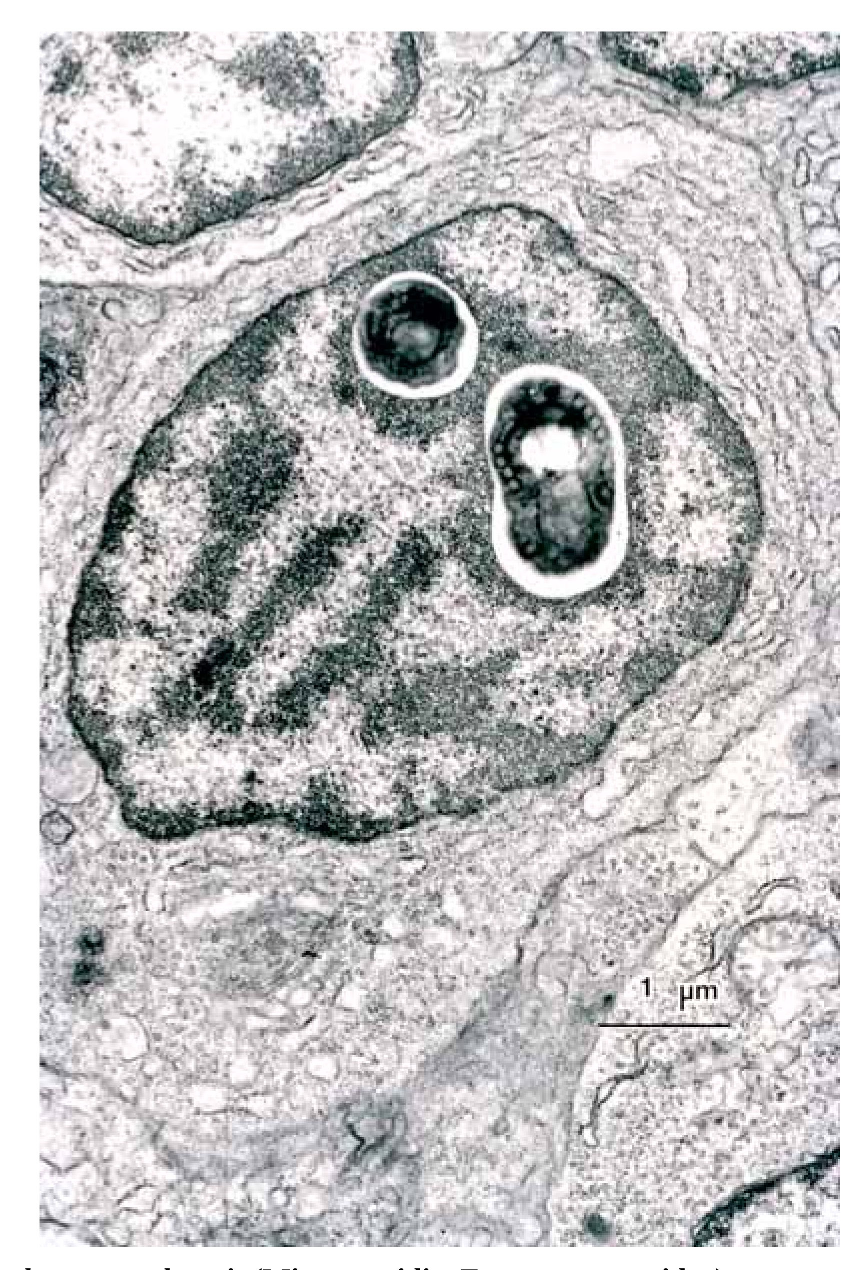


Figure 8. ***Nucleospora salmonis*** **(Microsporidia, Enterocytozoonidae).**

Électromicrographie d'une coupe ultrafine de lésion néphromégalique de saumon chinook *Oncorhynchus tshawytscha* montrant 2 spores dans le noyau d'un lymphoblaste.

Desmozoon lepeophtherii Freeman et Sommerville, 2009, syn. Paranucleospora theridion Nylund, Nylund, Watanabe, Arnesen, Karlsbakk, 2010

Selon Nylund *et al.* (2010, 2011), *Desmozoon* présente une organisation diplocaryotique chez le saumon, chez lequel 2 types de cycles de développement ont été observés : le cycle I se déroule dans le cytoplasme

des leucocytes ou des cellules épidermiques et aboutit à la formation de petites spores à paroi fine et à tube polaire court qui seraient responsables d'autoinfection. Le cycle II est décrit dans le noyau des cellules épidermiques et conduit à la production de grandes spores ovales, à paroi épaisse et long tube polaire. Ces spores représenteraient l'élément d'infection du pou du saumon, chez lequel intervient un cycle sexué avec développement de lésions évoquant des xénomes (Nylund *et al.*, 2010 ; Økland, 2012). Ce parasite est également rencontré chez *Lepeophtheirus*, *Caligus*, chez la truite commune de mer *Salmo trutta* et la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* (Nylund *et al.*, 2011).

⏵⏵ Les ciliés, phylum Ciliophora Doflein, 1901

Eukaryota ; Chromalveolata ; Alveolata ; Ciliophora

Caractéristiques communes aux ciliés

Le taxon des ciliés (Lynn, 2008) représente au moins 7 500 espèces de protistes possédant deux types de noyaux (dicaryotes) et dont l'organisation interne est la plus complexe de celles rencontrées chez les protistes (figure 9). Ces organismes, dont certains dépassent la taille de 1 mm, sont mobiles à au moins un moment de leur cycle biologique, grâce à des cils simples ou des organites ciliaires composés qui recouvrent tout ou partie du corps cellulaire. L'organisation structurale des cils des ciliés est partagée avec celle des flagelles des dinoflagellés, **Dinoflagellata,** et de ceux des flagellés, **Mastigophora** (voir encadré ⟳).

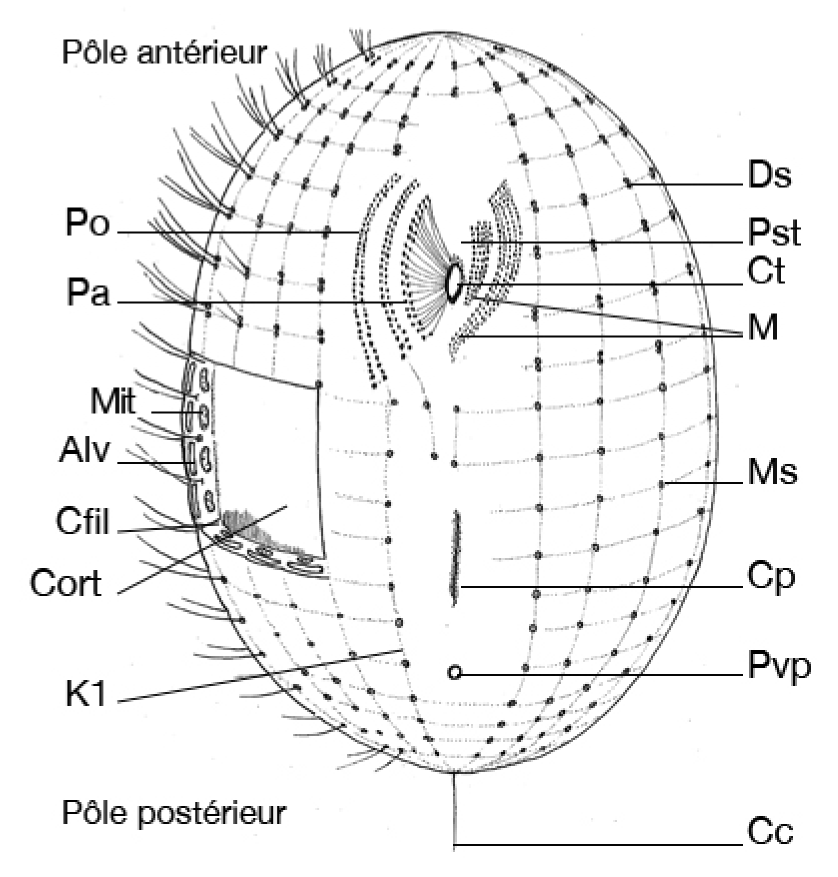


Figure 9. Diagramme schématique d'un protiste cilié figuré en face ventrale, paroi alvéolée, ciliature, cytosquelette.

Alv, alvéole ; Cc, cil caudal ; Cfil, couche filamenteuse ; Cort, cortex ; Cp, cytoprocte ; Ct, cytostome ; Ds, dicinétide somatique ; K, cinétie (suivie de son numéro) ; M, membranelle (polycinétie de ciliature adorale) et son numéro ; Mit, mitochondrie ; Ms, monocinétide somatique ; Pa, polycinétie parorale ; Po, polycinétie périorale ; Pst, péristome ; Pvp, pore de la vacuole pulsatile.

Organisation structurale des cils des ciliés et des flagelles des dinoflagellés

Les cils et les flagelles sont construits sur un même plan, mais les flagelles sont moins nombreux et plus longs que les cils dont la longueur est bien inférieure à celle du corps cellulaire. Les deux organites, recouverts par la membrane plasmique, ont un diamètre variant de 0,2 à 0,4 µm. Ils sont constitués d'un axonème formé d'un cercle de 9 doublets de microtubules périphériques, entourant une paire de tubules simples placés au centre (figure 10). L'axonème du

flagelle prend naissance sur un cinétosome présent dans le cortex cytoplasmique. Le cinétosome, identique au centriole, est constitué de 9 triplets de microtubules formant un anneau. Les cinétosomes de plusieurs cils d'un même alignement peuvent être reliés par un cinétodesme. Chez diverses espèces de protistes, le flagelle peut héberger un réseau de filaments protéiques appelé corps paraxial ou fibre para-flagellaire. Cette structure qui longe l'axonème contribue à stabiliser le flagelle en mouvement.

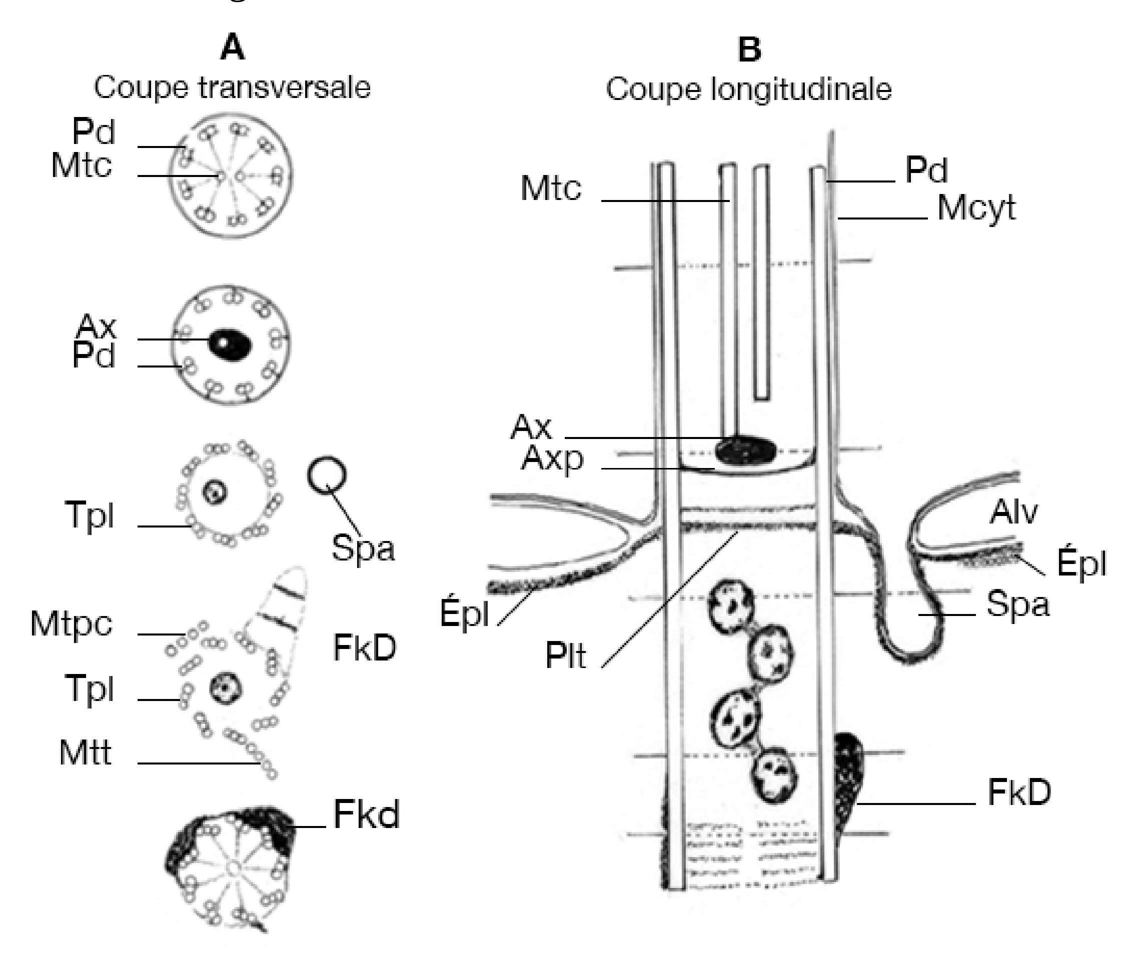


Figure 10. Structure des flagelles, représentée en coupe longitudinale et dans différents plans de coupes transversales.

Alv, alvéole ; Ax, axosome ; Axp, plaque axosomale ; Epl, épiplasme ; Fkd, fibrille cinétodesmale ; Mcyt, membrane cytoplasmique ; Mtpc, microtubules post-ciliaires ; Mtc, microtubule central (axonème) ; Mtt, microtubules transversaux ; Pd, doublets périphériques ; Plt, plaque terminale (prolongement de l'épiplasme) ; Spa, sac parasomal ; Tpl, triplets.

Les ciliés possèdent deux types de noyaux : un macronucleus végétatif contenant plusieurs génomes et un micronucleus génératif diploïde, et c'est là le caractère le plus original du taxon (il peut aussi exister plusieurs micronucleus). Les caractéritiques nutritionnelles des ciliés sont les suivantes : chimio-organotrophie ; ingestion par phagotrophie dans un cytostome relié à un cytopharynx (absent dans certains taxons) ou par osmotrophie ; digestion intra-cellulaire ; respiration par diffusion ; excrétion par vacuoles (pour l'osmorégulation) ou cytoproctes, et parfois par diffusion. La reproduction, surtout asexuée (fission binaire, parfois aussi bourgeonnement ou fission multiple), peut comporter un mode sexué (conjugaison de micronucleus haploïdes). Le cycle biologique est généralement direct, mais peut comporter la formation d'un kyste permettant la survie en milieu défavorable ou, chez certains ciliés, abritant la multiplication parasitaire. La plupart des ciliés sont libres dans les milieux aquatiques, mais certains sont commensaux, voire parasites d'organismes, dont les poissons.

Sur des bases morphologiques, ultrastructurales et génomiques (gènes des ARN ribosomaux), les ciliés se répartissent en 2 sous-embranchements, 11 classes, 18 sous-classes et un nombre appréciable de rangs taxonomiques inférieurs (Lynn, 2003) qui se retrouvent dans la hiérarchie des classifications phylogénétiques d'Adl *et al.* (2005), de Lecointre et Le Guyader (2006), et plus récemment encore, d'Adl *et al.*, 2012. Dans ces systèmes, les **Ciliophora**/Ciliés sont un groupe de 2e rang des **Alveolata** Cavalier-Smith, 1991/Alvéolobiontes, groupe de 1er rang du super-groupe des **Chromalveolata** Adl *et al.*, 2005 /Chromalvéolés. La classification des ciliés est régulièrement actualisée par D.H. Lynn sur le site : http://www.uoguelph.ca/~ciliates, *The Ciliate Resource Archive*.

Les ciliés ichthyoparasites

Les ciliés ichthyoparasites figurent parmi les **Intramacronucleata** Lynn, 1996, taxon renfermant des organismes ayant un macronucleus polygénomique se divisant par des microtubules intramacronucléaires et qui forment un groupe de 3e rang au sein du super-groupe des **Chromalveolata**. Les **Intramacronucleata** ichthyoparasites se répartissent ensuite en 4

groupes de 4e rang : **Phyllopharyngea** ; **Prostomatea** ; **Litostomatea** ; **Oligohymenophora** (tableau 1). Les organismes de ces taxons évoluent généralement selon un cycle homoxène direct, pouvant comporter un stade de multiplication dans l'environnement, et sont ubiquistes (euryxènes) et cosmopolites. Si les ciliés présentés comme ichthyoparasites comportent de vrais parasites responsables d'infestations internes, comme *Ichthyophthirius multifiliis, Cryptocaryon irritans*, et de plus, systémiques comme les scuticociliés, nombre de ces organismes sont surtout des commensaux et épibiontes auxquels seule une prolifération exacerbée par des conditions de milieu confère un pouvoir pathogène d'ectoparasites. Nous présenterons les plus significatifs de ces 4 groupes.

Les phyllopharyngés, Phyllopharyngea de Puytorac et al., 1974

Les phyllopharyngés sont des ciliés comportant : des cinéties somatiques principalement constituées de monocinétides ayant chacune une fibrille cinétodesmale latérale, un ruban microtubulaire transversal réduit ou absent (généralement accompagné d'une fibre transversale dirigée à gauche) et un ruban post-ciliaire, sensiblement convergent, s'étendant postérieurement pour accompagner les rubans issus des monocinétides antérieures ; des némadesmes rubannés situés sous les cinéties, prenant naissance au niveau des monocinétides somatiques et s'étendant soit vers l'avant, soit vers l'arrière, sous les cinéties, pour former des rubans sub-cinétiques ; une région orale avec agencement radiaire de rubans microtubulaires appelés « phyllae ». Deux taxons monophylétiques (de 5e rang), les **Cyrtophoria** et les **Suctoria** hébergent des ichthyoparasites.

Les cyrtophores, Cyrtophoria Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Les cyrtophores se caractérisent par : une ciliature orale caractéristique composée de 1 cinétie préorale et 2 cinéties circumorales ; un cytostome et un cytopharynx vrais entourés de phyllae et de némadesmes en forme de bâtonnets ; un macronucleus hétéromère et un ou plusieurs micronucleus, selon les genres ; une ciliature somatique uniquement ventrale au moyen de

laquelle ils se déplacent sur les supports. Leur reproduction, le plus souvent asexuée, s'effectue par fission binaire. Ils comportent deux taxons impliquant des ichthyoparasites : les Chilodonellidae avec les genres *Chilodonella* et *Chilodonatella* et les Hartmannulidae, avec *Brooklynella*.

Les chilodonellidés, Chilodonellidae Deroux, 1970

***Chilodonella* Strand, 1926**

Ils ont un corps aplati, plutôt réniforme et au bord postérieur cranté, dont la ciliature ventrale est organisée en deux bandes longitudinales suivant les bords latéraux de la cellule. La bande ciliaire ventrale droite, incurvée et comportant 7 à 15 cinéties, est plus longue que la gauche (8 à 14 cinéties) (figures 11 et 12). Trois cinéties orales sont présentes et le cytostome ventral se prolonge d'un long cytopharynx soutenu par des némadesmes. Il y a deux vacuoles pulsatiles : une antérieure droite et une postérieure gauche. Ces organismes sont dépourvus de cinéties post-orales et d'organite adhésif (caractères de la famille). Les chilodonellidés comportent 4 genres vivant à l'état libre et 3 autres ichthyoparasites : *Chilodonella*, *Chilodonatella* Dragesco, 1966, et *Phyllopharyngean*, avec la seule espèce *P. americana* g. nov. sp. nov Fahmy *et al.*, 2013. Les infections branchio-tégumentaires sont fréquentes en eau douce et saumâtre et dues à *Chilodonella piscicola* (Zacharias, 1894) Jankovsky, 1980, synonyme *C. cyprini* Moroff, 1902 et *C. hexasticha* (Kiernik, 1909) Kahl, 1931, parasites euryxènes et cosmopolites pouvant être à l'origine d'une maladie. *C. hexasticha* se distingue de *C. piscicola* par son nombre inférieur de cinéties.

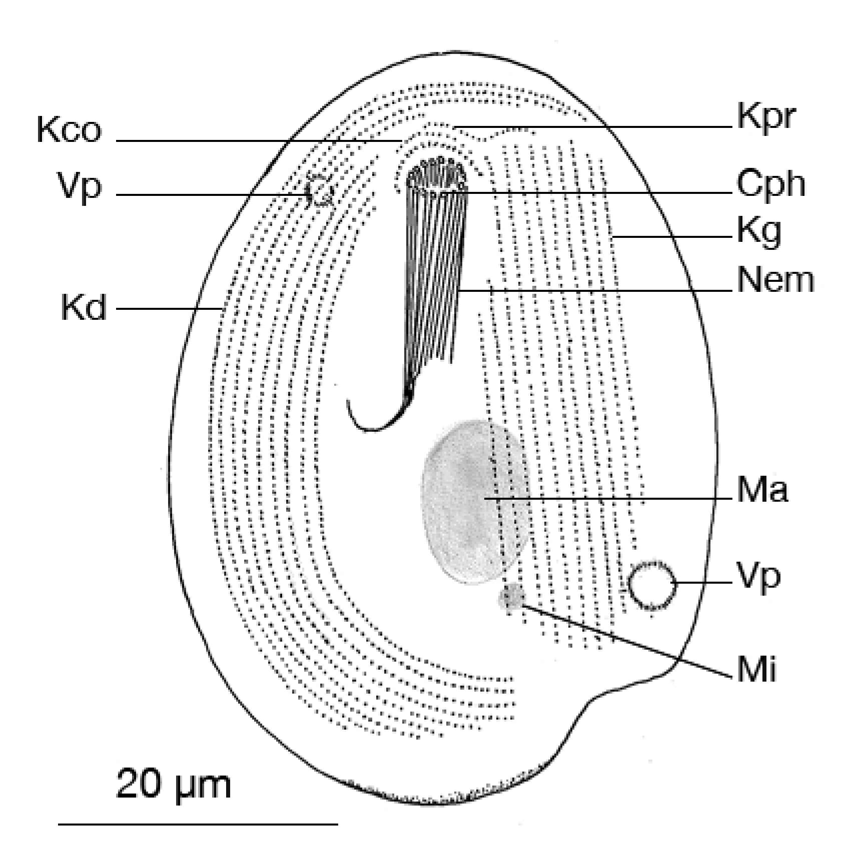


Figure 11. ***Chilodonella*** **sp. (Cyrtophoria, Chilodonellidae).**

Face ventrale montrant la ciliature après imprégnation argentique ; noter les 2 bandes séparées de la ciliature somatique gauche (Kg) et droite (Kd), les cinéties pré-orale (Kpr) et circumorale (Kco), la position des vacuoles pulsatiles (Vp).

Cph, appareil cytopharyngé ; Ma, macronucleus ; Mi, micronucleus ; Nem, nématodesmes.

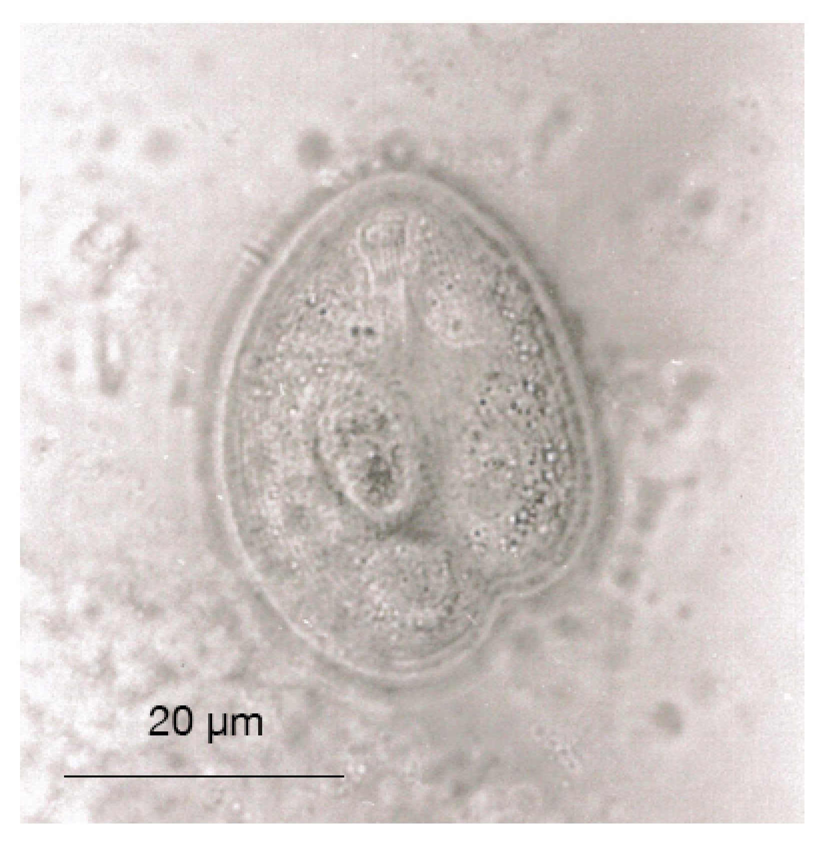


Figure 12. ***Chilodonella*** **sp.**

Photomicrographie d’un trophonte à l’état frais dans un prélèvement cutané.

Les hartmannulidés, Hartmannulidae Poche, 1913

Brooklynella Lom et Nigrelli, 1970

Ce genre ne comporte qu’une seule espèce *B. hostilis* Lom et Nigrelli, 1970, parasite branchial euryxène et cosmopolite des poissons marins, principalement en eau chaude. De contour réniforme mais avec un cran postérieur peu marqué, et de face ventrale aplatie comme *Chilodonella*, *B. hostilis* a une face dorsale convexe. Il possède une ciliature à 3 bandes : droite (8 à 11 cinéties) ; post-orale (8 à 10 cinéties) ; gauche (12 à 15 cinéties), et se trouve pourvu d’un organite adhésif en relief dans le quart postérieur de la face ventrale (figure 13). La cinétie post-orale médiane se prolonge d’une série de cinétosomes nus disposés en spirale autour de l’organite adhésif. Trois

cinéties précèdent le cytostome qui se prolonge d'un long cytopharynx renforcé par des némadesmes conséquents. En outre, *B. hostilis* possède plusieurs petites vacuoles pulsatiles et jusqu'à une vingtaine de micronucleus.

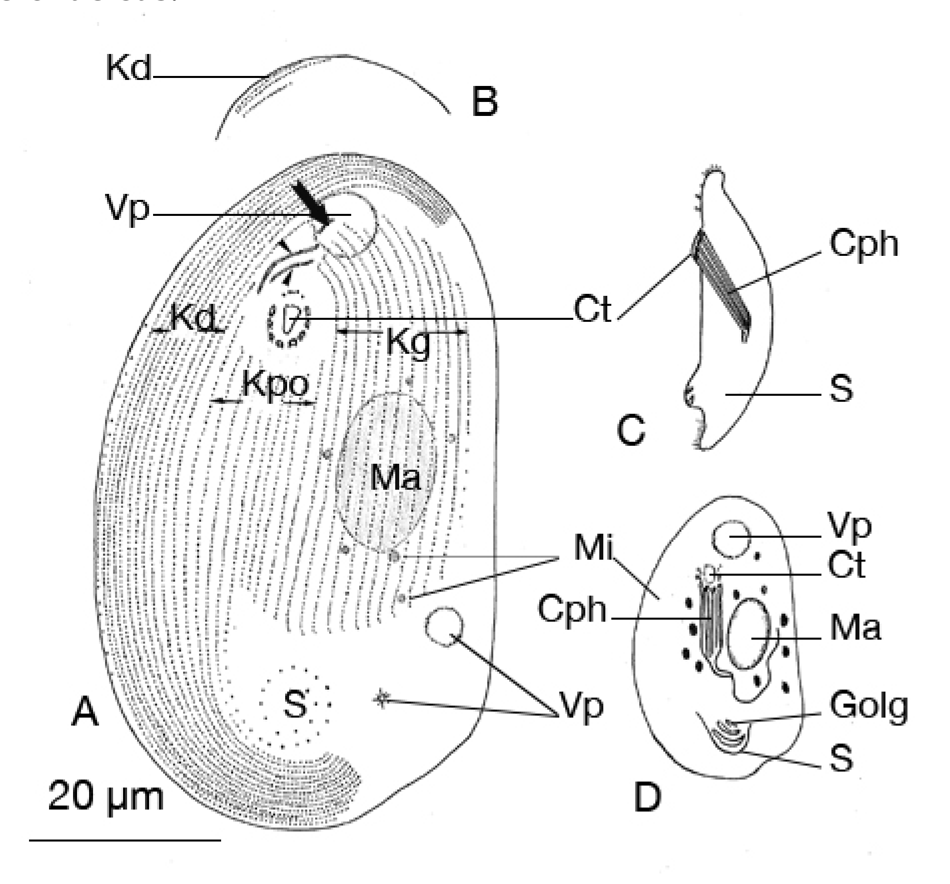


Figure 13. *Brooklynella hostilis* (Cyrtophoria, Hartmannellidae).

A. Face ventrale montrant la ciliature après imprégnation argentique ; noter la couverture ciliaire somatique complète quoique les cinéties de la bande gauche (Kg) et certaines cinéties post-orales (Kpo) n'atteignent pas le bord postérieur du corps cellulaire, la cinétie pré-orale (flèche), les 2 cinéties circumorales (pointes de flèche), le nombre et la position des vacuoles pulsatiles, l'organe adhésif et sa spirale de cinétosomes aciliés (S) et la silhouette des noyaux. B. Prolongement des cinéties latérales droites (Kd) au pôle antérieur de la face dorsale. C. Vue latérale de l'organisme. D. Vue ventrale présentant l'appareil cytopharyngé (Cph), l'organite glandulaire d'attachement (S), les multiples micronuclei (Mi) et le macronucleus (Ma). D'après Lom et Nigrelli, 1970.

Les suctories, Suctoria Claparède et Lachmann, 1858

Les caractéristiques des suctories sont : trophontes mûrs sessiles, généralement aciliés et comportant un à plusieurs tentacules, ingérant les proies par un canalicule ; attachement direct au substrat ou à l'aide d'un socle secrété, non contractile ; présence d'extrusomes (sous la forme d'haptocystes) aux extrêmités tentaculaires ; tentacules reposant sur un anneau externe de microtubules et un anneau interne de rubans microtubulaires (phyllae) ; reproduction par division cellulaire inégale, par bourgeonnement interne (figure 14) ou externe, donnant naissance à des larves ciliées, libres en quête de substrat.

Les trichophryidés, Trichophryidae Fraipont, 1878

Capriniana Strand, 1928, antérieurement *Trichophryia* Claparède et Lachman, 1858

Espèces aciliées à l'état adulte, les capriniana sont attachées aux branchies. Elles ont un nombre variable de tentacules terminés par un cytostome transitoire prolongé d'un cytopharynx et s'alimentent en captant des organismes en suspension dans l'eau de la cavité branchiale (figures 14 et 15). *Capriniana piscium* (Bütschli, 1889) Jankovski, 1973 est un ectocommensal dulçaquicole des branchies, euryxène et cosmopolite, qui peut devenir pathogène s'il se rencontre en grand nombre sur les poissons, par suite de sa prolifération dans des eaux stagnantes et riches en matières organiques.

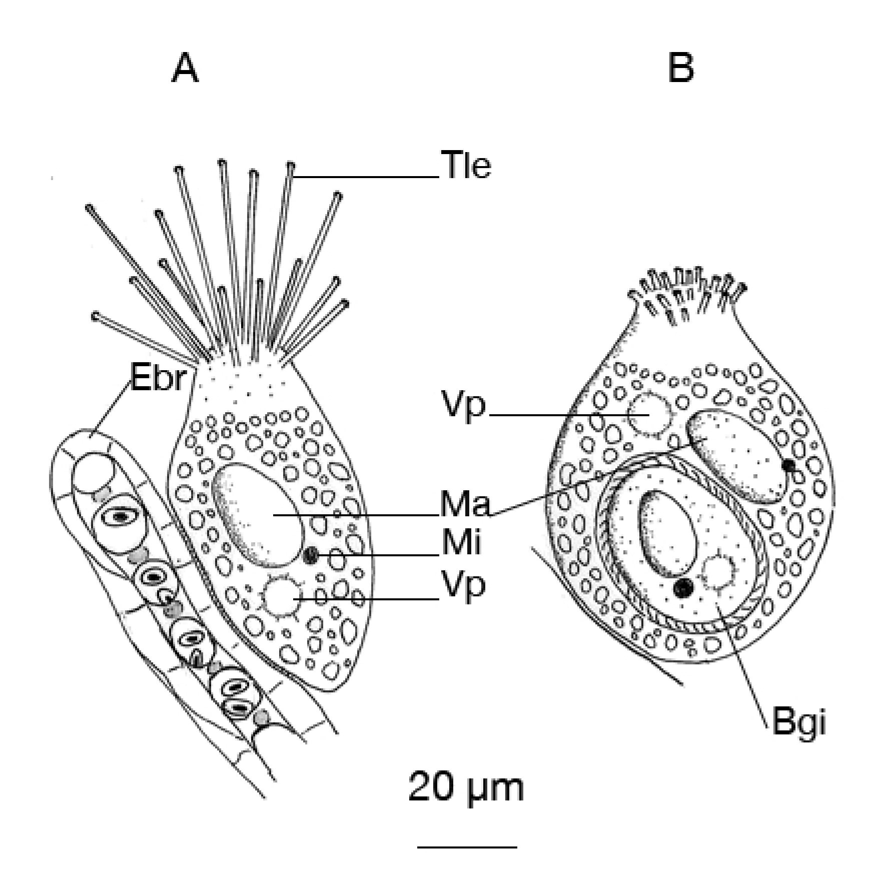


Figure 14. ***Capriniana piscium*** **(Suctoria, Trichophryidae).**

A. Zoïde adhérant à l'épithélium d'une lamelle branchiale (Ebr). B. Zoïde, tentacules rétractés, ayant produit un bourgeon interne (Bgi).

Ma, macronucleus ; Mi, micronucleus ; Tle, tentacules : Vp, vacuole pulsatile.

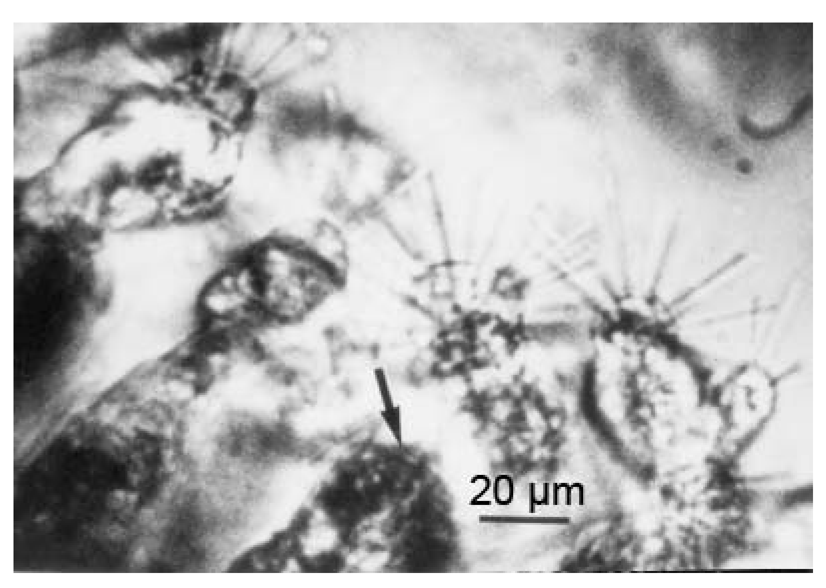


Figure 15. ***Capriniana*** **sp.**

Zoïdes à l'état frais, en microscopie photonique, à la surface de lamelles branchiales (flèche).

Les tokophryidés, Tokophryidae Jankowksi in Small et Lynn, 1985

D'autres genres d'organismes portant des bouquets de tentacules et vivants sur des supports biotiques ou abiotiques de l'environnement sont capables de proliférations importantes dans les mêmes conditions que les *Capriniana*. Des infestations de poissons ont ainsi été décrites avec des organismes des genres *Erastophrya* Fauré-Fremiet, 1943 (figure 16) et *Tokophrya* Bütschli, 1889 (figure 17).

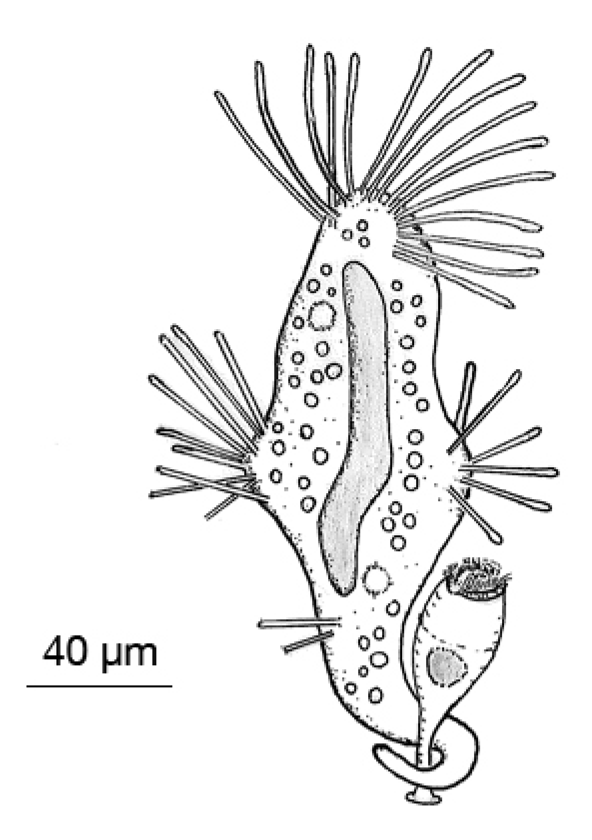


Figure 16. *Erastophrya wuchangensis* (Suctoria, Tokophryidae).

Zoïde s'attachant à d'autres organismes (ici un sessilide) par une projection postérieure recourbée.

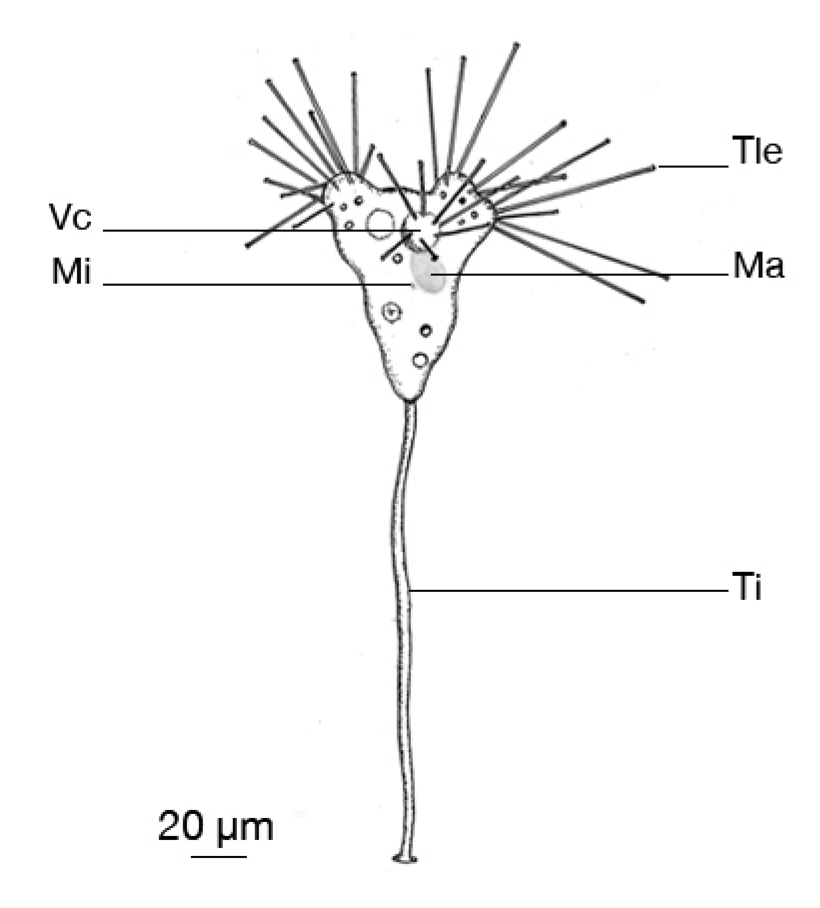


Figure 17. ***Tokophrya quadripartita*** **(Suctoria, Tokophryidae).**

Zoïde et son pédoncule.

Ma, macronucleus ; Mi, micronucleus ; Ti, tige ; Tle, tentacules ; Vc, vacuole contractile.

Les dendrosomatidés, Dendrosomatidae Fraipont, 1878

Dans cette famille, seule *Dendrosoma* Ehrenberg, 1838 (figure 18) a été rendue responsable de troubles liés à des proliférations comparables.

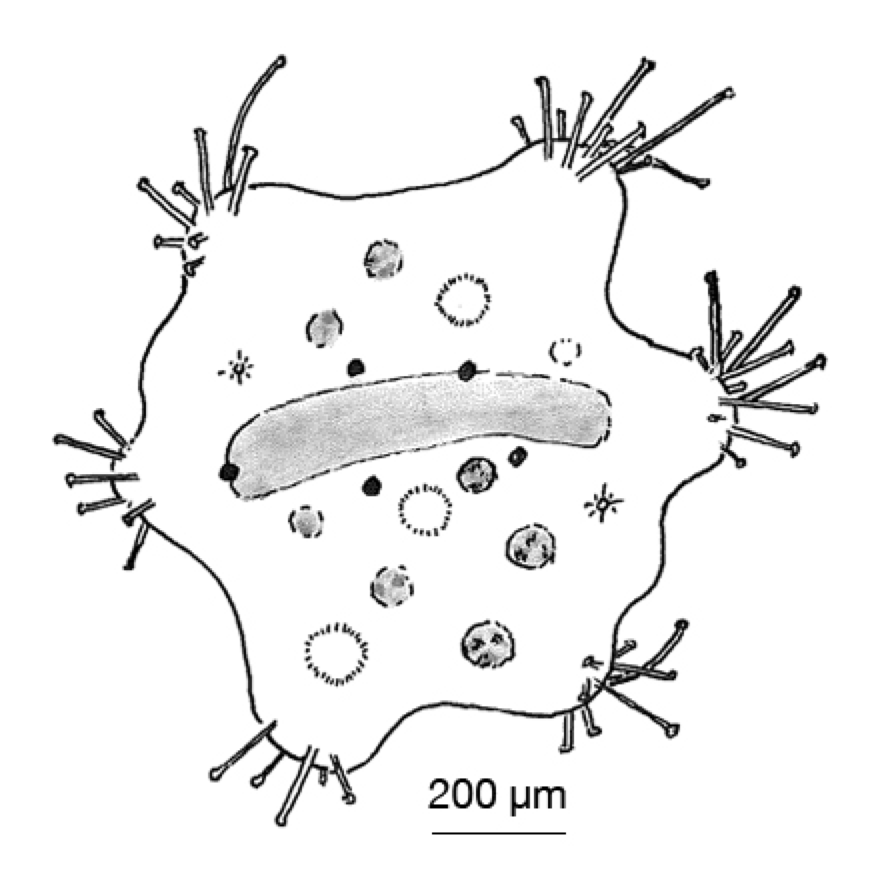


Figure 18. ***Dendrosomaradians*** **(Suctoria, Dendrosomatidae).**

Zoïde non pédonculé, de grande taille dont le corps déformable s’étend sur des végétaux immergés, des invertébrés et bourgeonne dans plusieurs directions, chaque bourgeon étant porteur de touffes de tentacules ; macronucleus en bandeau et micronucleus nombreux ; plusieurs vacuoles pulsatiles ; tend à s’entourer de divers débris et de grains de sable.

Les protostomates, Prostomatea Schewiakoff, 1896

Les prostomates sont des organismes dotés des caractères suivants : dicinétides orales, disposées de manière radiale ou tangentielle au périmètre de la région orale, avec des rubans microtubulaires qui s’étendent latéralement à partir de chaque cinétide, en se recouvrant l’un l’autre et, dans certaines espèces, formant une bande microtubulaire circulaire qui soutient la paroi d’une cavité buccale pré-cytostomale, peu profonde ; ciliature orale associée se présentant comme des assemblages de 2 dicinétides ou davantage, souvent appelés « brosses ».

Les cryptocaryonidés, Cryptocaryonidae Wright et Colorni, 2002

Les prostomates ichthyoparasites sont représentés par *Cryptocaryon irritans* Brown, 1951 qui est aux poissons marins ce que *Ichthyoptthirius multifiliis* est aux dulçaquicoles. D'ailleurs, *C. irritans* était antérieurement rattaché aux ichthyophthiriidés et se trouve actuellement classé *incertae sedis* Lynn, 2003, parmi les prostomates. Les caractéristiques de *C. irritans* sont : trophonte ovoïde atteignant 0,5 à 1 mm de long ; ciliature orale représentée par une couronne de cirres allongés résultant de la fusion de 2 cils et formant un dispositif rigide autour de l'ouverture du cytostome ; macronucleus constitué de 4 lobes subsphériques disposés en forme de croissant, d'observation difficile sur l'organisme vivant du fait de l'opacité du cytoplasme ; micronucleus multiples (figure 19). Le cycle de reproduction est asexué, faisant alterner un stade de croissance chez le poisson, le trophonte, et la libération de formes enkystées dans l'environnement aquatique. Dans les kystes, une multiplication combinant la mitose classique et la palintomie (Brown, 1963 ; Nigrelli et Ruggieri, 1966 ; Colorni et Diamant, 1993 ; Jee *et al.*, 2000) aboutit à la formation d'environ 200 formes infectantes, les thérontes, dont le dékystement a lieu dans l'obscurité (figure 20). Ce cycle présente des analogies avec celui d'*I. multifiliis* (voir le cycle biologique de *Ichthyophthirius multifiliis*), comme lui, très thermodépendant, mais de durée supérieure à température égale. L'infection par *C. irritans* a été standardisée chez le mulet *Chelon labrosus* par Burgess et Matthews (1994) qui montrent à cette occasion un décuplement de la population parasitaire à chaque cycle.

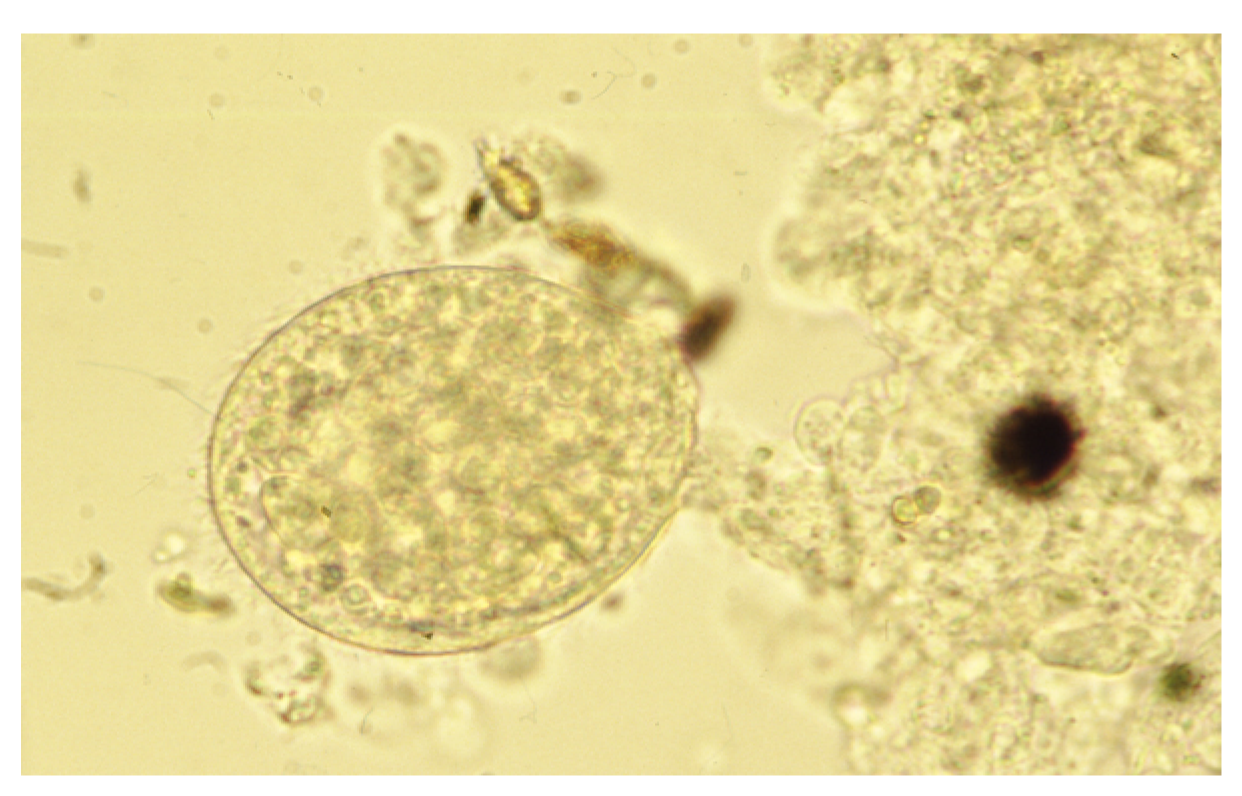


Figure 19. ***Cryptocaryon irritans*** **(Prostomatea, Cryptocaryonidae).**

Photomicrographie de l'organisme à l'état frais dans un prélèvement cutané.

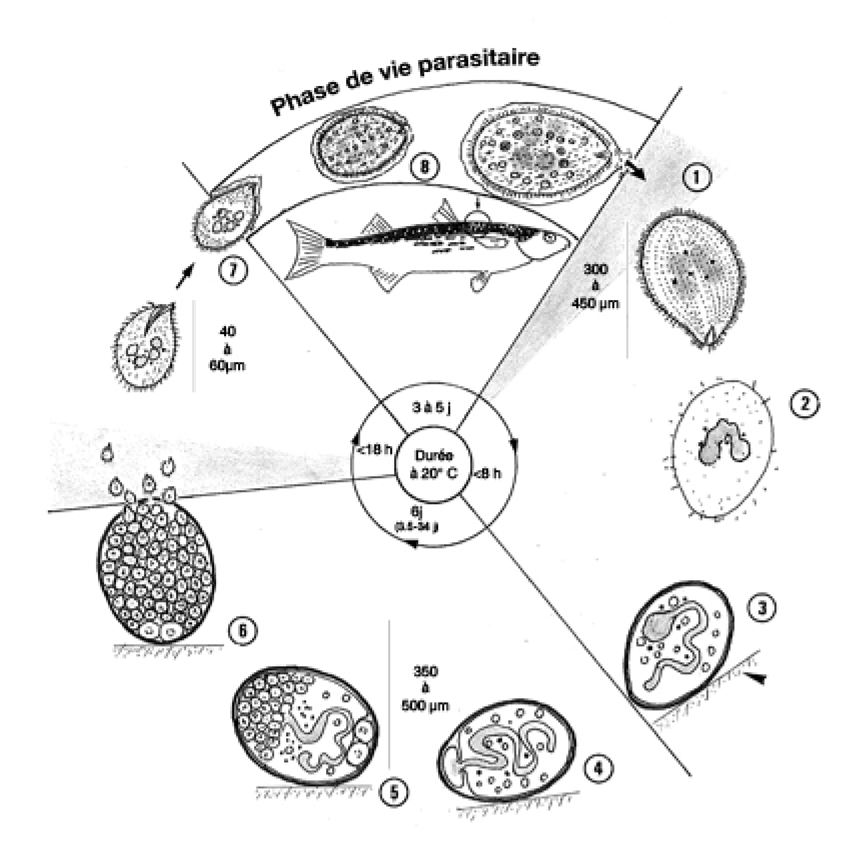


Figure 20.Cycle biologique de *Cryptocaryon irritans*.

Le trophonte mûr cesse de s'alimenter, devient un tomonte qui fore un passage dans le revêtement épithélial et passe dans le milieu aquatique pendant l'obscurité (secteur grisé) (1). Le tomonte perd sa ciliature (2), se pose sur un support solide (pointe de flèche), sécrète une paroi kystique à 2 couches, épaisse de 0,5 à 1 µm, très imperméable, et, dès la formation du kyste, les 4 lobes du macronucleus fusionnent en un ruban (3). Le tomonte émet un bourgeon contenant une portion de cytoplasme et de ruban macronucléaire, qui se sépare de la portion principale du tomonte (4). Le bourgeon se divise en 2 cellules filles, de taille égale, et la portion cellulaire principale entreprend des divisions successives formant ainsi les tomites qui intègrent, chacun, 5 à 7 micronucleus issus de mitoses répétées (5). Les mitoses se poursuivent jusqu'à remplir le kyste, les tomites deviennent piriformes, acquièrent leur appareil buccal, se transformant ainsi en thérontes, et se trouvent libérés ; le kyste se rompt de nuit, entre 2 et 9 heures (6). Le phototactisme des thérontes les attire vers la surface et ils peuvent ainsi rencontrer un poisson hôte dont ils pénètrent l'épiderme (7) dans lequel ils deviennent des trophontes, formes de croissance de l'organisme (8), visibles comme des points blancs sur le poisson (cercle).

Par ailleurs, en milieu dulçaquicole, des organismes prostomates libres et cosmopolites du genre *Coleps* Nitzch, 1817, appartenant à la famille des Colepidés (Colepidae Ehrenberg, 1838), ont montré leur propension à envahir les tissus des poissons débilités, engendrant des lésions profondes grâce à leur couronne de dents circumbuccales (figure 21).

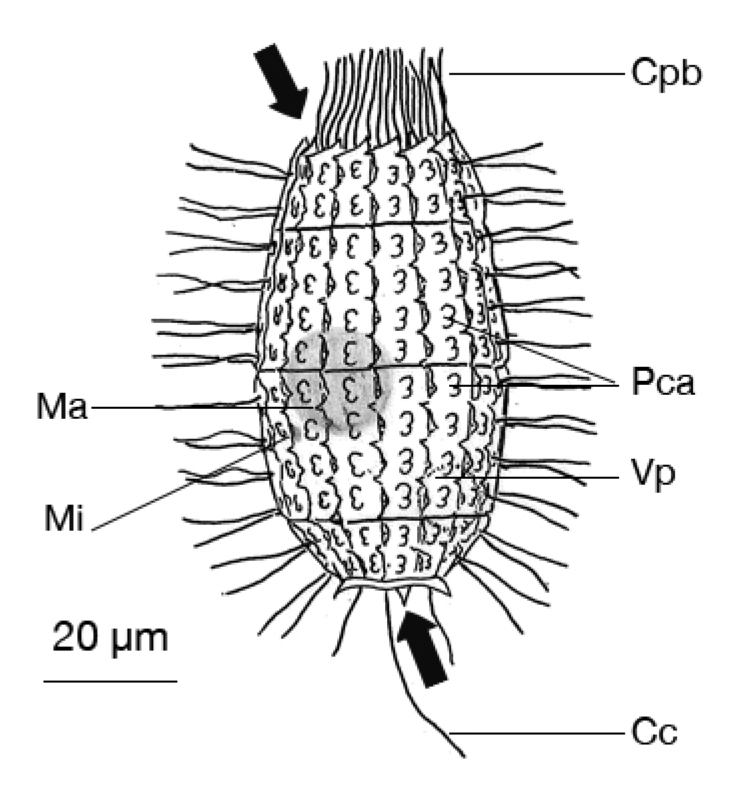


Figure 21. ***Coleps hirtus*** **(Müller, 1786) Nitzsch, 1827 (Prostomatea, Colepidae).**

Corps cellulaire en forme de tonnelet portant 14 ou 15 cinéties comptant une douzaine de monocinétides chacune ; plaques de carbonate de calcium (Pca) remplissant les alvéoles et émettant des projections dentiformes (flèches) aux pôles apical et distal ; cavité orale circulaire au pôle apical entourée de 2 cercles de cils péribuccaux (Cpb) ; au moins un long cil caudal (Cc). D'après Dragesco *et al.,* 1986.

Vp, vacuole pulsatile ; Ma, macronucleus réniforme allongé ; Mi, micronucleus.

Les litostomates, Litostomatea Small and Lynn, 1981

Les litostomates se définissent par les caractères ultrastructuraux suivants : des monocinéties somatiques dotées de 2 rubans transversaux ; un ruban post-ciliaire légèrement convergent et une fibrille cinétodesmale dirigée latéralement, mais sans recouvrir celles des cinéties adjacentes ; l'un des rubans transversaux, tangentiel au périmètre du cinétosome, s'étend vers l'avant dans la crête somatique située à gauche de la cinétide, tandis que l'autre ruban part du cinétosome pour s'étendre transversalement dans la crête somatique adjacente.

Certains litostomates peuvent se montrer pathogènes pour les poissons dulçaquicoles débilités par la qualité de leur milieu (eau riche en débris organiques, élévation thermique, déficit en oxygène, déséquilibres alimentaires). Tel est le cas des *Didinium* Stein, 1859 (figure 22) qui vivent à l'état libre en prédateurs très actifs d'autres protistes des milieux dulçaquicoles stagnants, et spécialement des paramécies, qu'ils attaquent au moyen de leurs toxicystes. Ils sont capables d'engendrer, chez les poissons, des lésions nécrotiques résultant de leur activité histophagique. D'autres litostomates, les *Balantidium* Claparède et Lachman, 1858, normalement endosymbiontes du tube digestif, ont pu donner lieu à des proliférations dangereuses pour l'hôte, comme il a été constaté avec *Balantidium ctenopharyngodoni* Chen, 1955 (figure 23) (Molnár et Reinhardt, 1978).

Figure 22. *Didinium nasutum* (Litostomatea, Haptoria, Didiniidae).

Organisme ovoïde très mobile, prolongé d'une éminence apicale contenant l'orifice buccal (pointe de flèche) et portant 2 ceintures ciliaires locomotrices touffues, ainsi que de nombreuses rangées méridiennes de cinétosomes aciliés (flèches).

Figure 23. *Balantidium ctenopharhyngodoni* (Litostomatea, Trichostomatia, Balantidiidae).

Noter le corps ellipsoïdal, légèrement aplati dorso-ventralement, couvert de nombreuses cinéties méridiennes ; la cavité buccale (Ct) légèrement oblique, bordée à droite de cinétosomes non ciliés (pointe de flèche), à gauche d'une zone dense de cinéties somatiques adjacentes et d'une rangée de longs cils épais (flèche) ; 3 vacuoles pulsatiles (Vp) dans les tiers moyen et postérieur de la cellule ; macronucleus réniforme allongé (Ma) avec une dépression abritant le micronucleus (Mi) ; vacuoles digestives (Vd).

Les oligohyménophores, Oligohymenophorea de Puytorac et al., 1974

Les oligohyménophores ont les caractéristiques suivantes : ciliature orale constituée d'une parorale (haplocinétie) et d'une polycinétie divisée en 3 membranelles respectivement disposées à droite et à gauche d'une dépression ventrale et/ou plus profondément dans un infundibulum ; couverture ciliaire somatique totale ou partielle constituée de monocinétides comportant des fibrilles cinétodesmiques chevauchantes dirigées vers l'avant, des rubans post-ciliaires divergents et des rubans radiaires transversaux. Les oligohyménophores ichthyoparasites se situent principalement dans trois taxons : **Hymenostomatia**, **Scuticociliata** et

Peritrichia (groupes de 5e rang) qui ont rang de sous-classe dans la classification traditionnelle.

De plus, on a pu observer chez les poissons des infestations occasionnelles par d'autres oligohyménophores, comme des *Frontonia* Ehrenberg, 1838, organismes bien pourvus en trichocystes qui appartiennent au taxon des **Peniculia** Fauré-Fremiet in Corliss, 1956 (figure 24).

Figure 24. *Frontonia* sp. (Oligohymenophorea, Peniculia, Frontoniidae).

Genre homogène constitué d'organismes de grande taille abondamment ciliés (plus de 120 cinéties somatiques de mono- et de dicinétides). Noter les membranelles (M) pourvues de 4 à 5 cinéties aux cinétosomes presque coalescents ; une parorale (Pa) à 1 ou 2 cinéties discrètes ; les cinéties vestibulaires (Kvt) à droite ; la présence d'une suture pré-orale (pointe de flèche) où s'affrontent les cinéties ventrales droites et gauches et d'une suture post-orale (flèche) bordée de cinéties parallèles.

Les hyménostomates, Hymenostomatia Delage et Hérouard, 1896

Les hyménostomates ont une stomatogénèse par prolifération de cinétosomes se produisant de façon caractéristique à mi-longueur de la face ventrale du corps cellulaire, en arrière et à quelque distance de l'appareil oral parental. Les hyménostomates ichthyoparasites appartiennent aux **Ichthyophthiriidae** avec*Ichthyophthirius multifiliis* et aux **Tetrahymenidae** avec les *Tetrahymena*.

Les ichthyophthiriidés, Ichthyophthiriidae Kent, 1881

***Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876**

Ce cilié cytophage, dulçaquicole, ubiquiste et cosmopolite est sans doute un des organismes pathogènes représentant le plus fort risque de maladie. Le trophonte d'*I. multifiliis*, de forme sphérique, (figure 25) est recouvert d'une ciliature homogène, peu différenciée en région buccale (caractères de la sous-classe). Il est pourvu d'une cavité buccale avec membrane parorale et membranelle (caractères de l'ordre) qui s'ouvre au fond d'une profonde dépression, la région pré-

buccale, que recouvrent les extrémités antérieures de cinéties disposées en arc (caractères du sous-ordre). Chez son hôte, le trophonte est implanté dans et sous les revêtements épithéliaux de surface, branchie comprise, dans lesquels il creuse une logette par ses mouvements permanents de rotation. Tant que dure sa croissance, il augmente le nombre de ses cinéties et celui de ses vacuoles pulsatiles (une seule chez le théronte). Il peut atteindre un diamètre dépassant 1 mm et il devient alors visible à l'œil nu sous la forme de « points blancs » (voir Les affections des téguments : dermatoses parasitaires), avant de quitter l'hôte pour poursuivre son cycle biologique dans le milieu aquatique (figures 26 et 27). *Ichthyophthirius multifiliis* a suscité de très nombreux travaux dont le bilan a été fait dans une revue de Matthews (2005).

Figure 25. *Ichthyophthirius multifiliis* (Oligohymenophorea, Hymenostomatia, Ichthyophthiriidae).

Représentation de la ciliature par les rangées de cinéties méridiennes, les cils eux-mêmes n'étant représentés qu'en périphérie. Dans la réalité, le corps cellulaire apparaît rempli de vacuoles et de granules. D'après Lom et Dyková, 1992.

Ct, cytostome ; Ma, macronucleus ; Mi, micronucleus ; Vp, vacuole pulsatile.

Figure 26. Cycle biologique de *Ichthyophthirius multifiliis* (Ichthyophthiriidae).

Le trophonte mûr cesse de s'alimenter, devient un tomonte, quitte par effraction les revêtements épithéliaux qu'il parasitait et passe dans l'environnement aquatique (1). Il s'entoure rapidement d'un kyste gélatineux à l'aide des sécrétions de ses mucocystes (2) et ce kyste se dépose sur un support (pointe de flèche). Le tomonte, enkysté, se reproduit par une succession de fissions binaires sans augmentation de volume ni perte de cils (palintomie) (3), engendrant des tomites (4). Les tomites prennent une forme cylindrique, renflée aux extrémités, et acquièrent leur appareil buccal, se transformant ainsi en thérontes qui percent la paroi du kyste et rejoignent l'environnement aquatique (5). Les thérontes, phototactiles, sont attirés vers la surface où ils peuvent ainsi rencontrer un poisson hôte dont ils pénètrent l'épiderme (6) au moyen de leur perforatorium. Les thérontes se transforment en jeunes trophontes cytophages qui croissent (7) et deviennent visibles sous la forme de points blancs dans les tissus du poisson (cercle fléché).

Figure 27. *I. multifiliis*. Photomicrographies des stades du cycle biologique. A. Trophonte observé à l'état frais dans un prélèvement cutané. B. Tomontes (flèche) d'où commencent à sortir des thérontes. C. Thérontes libres.

Les tétrahyménidés, Tetrahymenidae Corliss, 1952

Tetrahymena Furgason, 1940

Ce sont des organismes dulçaquicoles à symétrie radiale. Leur corps piriforme est uniformément couvert de 20 à 35 cinéties médididiennes (figure 28). Leur ciliature orale comporte une membrane parorale à droite dans la cavité buccale et une série de 3 membranelles à gauche, le cytostome étant au fond de la cavité. Une à trois cinéties post-orales naissent au bord postérieur de la cavité orale. Bien que les *Tetrahymena* aient principalement une vie autonome dans l'environnement aquatique, se nourrissant de micro-organismes et de particules organiques en suspension, ils peuvent se comporter en parasites cytophages euryxènes et non seulement envahir la peau, mais aussi engendrer des infections systémiques, surtout chez les poissons tropicaux et de préférence aux stades juvéniles (Elliot, 1973). Parmi ces ciliés dulçaquicoles potentiellement pathogènes (Hoffman *et al.*, 1975), se trouvent *T. corlissi* Thompson, 1955, dont la reproduction passe par la multiplication dans un kyste, mais se limite à 8 tomites, *T. pyriformis* Ehrenberg, 1830 (figure 28) et *T. rostrata* Kahl, 1926.

Figure 28. *Tetrahymena pyriformis*(Oligohymenophorea, Hymenostomatia, Tetrahymenidae).

A. Corps cellulaire après révélation de la ciliature par imprégnation argentique montrant l'alignement des cinéties somatiques (une vingtaine) dont chacun des premiers cinétosomes forme un cercle cilié au pôle apical (flèche) et qui comporte au moins une cinétie post-orale (Kpo). B. Détail de la ciliature buccale montrant la parorale (Pa) et l'adorale constituée des membranelles M1, M2, et M3.

D'autres hyménostomates, comme ceux des genres *Colpidium* Stein, 1860 (**Turaniellidae** Didier, 1971) (figure 29) et *Glaucoma* Erhenberg 1830 (**Glaucomidae** Corliss, 1971) (figure 30), qui vivent normalement à l'état libre, peuvent aussi se comporter comme des envahisseurs occasionnels des tissus des poissons débilités.

Figure 29. *Colpidium colpoda* (Oligohymenophorea, Hymenostomatia, Turaniellidae).

A. Dessin schématique montrant la morphologie générale de l'organisme avec la courbure de l'extrémité antérieure au-dessus de la cavité buccale. B. Infraciliature de la face ventrale.

Ct, cytostome ; M, membranelles ; Ma, macronucleus ; Pa, parorale ; Vd, vacuoles digestives.

Figure 30. ***Glaucomascintillans*** **(Oligohymenophorea, Hymenostomatia, Glaucomidae).**

Dessin schématique d'un trophozoïte vu en face ventrale après coloration argentique montrant les caractéristiques communes aux genres *Glaucoma* et *Colpidium*. Noter leur ressemblance avec les tétrahyménidés, mais : grand développement de la ciliature adorale, parfois énorme ; cinéties méridiennes droites plus longues que les gauches qu'elles affrontent au niveau d'une suture apicale orientée vers la gauche (flèche) ; pore de la vacuole pulsatile (Vp) s'ouvrant en région postérieure, côté droit. Concernant *G. scintillans*, noter la présence de 33 à 40 cinéties somatiques, l'épaisseur des membranelles 1 (M1, 6 rangées de cinétosomes) et 2 (M2, comportant 7 à 10 cinétosomes et pourvue d'un satellite, le corps X) et leur pénétration dans l'ouverture buccale ; la parorale (Pa) constitué d'une seule rangée de cinétosomes ; le macronucleus (Ma) sensiblement ovale et le micronucleus (Mi) sphérique.

Les scuticociliés, Scuticociliata Small, 1967

Les scuticociliés se caractérisent par la présence d'un champ de cinétosomes nus, appelé scutica, associé à l'extrémité postérieure de la parorale. Dans la plupart des groupes, la scutica, qui apparaît le plus souvent pendant la division de l'organisme, est détectable après imprégnation argentique. La parorale, très développée, peut se présenter comme un vélum. Les scuticociliés ont, de plus, un champ ciliaire thigmotactique. Depuis que Thompson et Moewus (1964) ont produit le premier rapport du pouvoir ichthyopathogène potentiel du *Miamiensis avidus*, l'impact des scuticociliés sur l'élevage des poissons marins n'a fait que grandir, comme en témoignent des articles récents (Jee *et al.*, 2001 ; Kim *et al.*, 2004a, b ; Rossteuscher *et al.*, 2008 ; Song *et al.*, 2009, Budiño *et al.*, 2011 ; Rodríguez-Ramilo *et al.*, 2012).

Les scuticociliés ichthyoparasites appartiennent à au moins 4 genres de 4 familles de l'ordre des philastérides**, Philasterida** Small, 1967 : **Uronematidae**,**Parauronematidae**, **Orchitophryidae** et **Pseudocohnilembidae**. Les caractéristiques des scuticociliés ichthyoparasites figurent dans le tableau 4. Toutefois, cette ébauche de classification fondée sur des caractéristiques morphologiques a été remise en cause par des études phylogénétiques récentes de Gao *et al.* (2012), qui conviennent eux-mêmes qu'à ce stade il est impossible de dresser une classification complète.

Tableau 4. Caractéristiques des scuticociliés ichthyoparasites.

Genres et espèces	***Uronema nigricans* Mueller, 1786**	***Miamiensis avidus***	***Mesanophrys carcini* Lynn et Small, 1985**	***Pseudocohnileml persalinus* Evans et Thompson, 1964**
Synonymies		syn. *Philasterides dicentrarchi* Dragesco *et al*., 1995	syn. *Paranophrys carcini* Grolière et Léglise, 1977	
Famille	Uronematidae	Parauronematidae	Orchitophryidae	Pseudocohnilemb
Corps cellulaire				
Longueur (L) corporelle (µm)	26 ± 3,6	33,6 ± 4,2	44 ± 3	35 ± 6
Largeur corporelle (µm)	11,9 ± 3,6	19,3 ± 3	13 ± 1,5	17 ± 2
Distance de l'apex au bord antérieur de la membranelle M1 (µm)	3,1 ± 0,73	3,4 ± 0,6	1,5 ± 0,5	2,6 ± 0,4
L cavité buccale (µm)	11,2 ± 2,14	15 ± 1,7	15 ± 3	17 ± 2
L cavité buccale/ L corporelle totale	0,45	0,43 (0,35-0,48)	0,3	0,50 ± 10
Grand diamètre du macronucleus (µm)	7,1 ± 1,8	7 ± 1	8 ± 1	7 ± 1
Grand diamètre du micronucleus (µm)	1,1 ± 0,29	2,1 ± 0,3	ND	ND
Position du pore de la vacuole pulsatile	Extrémité de K2	Extrémité de K2	Extrémité de K1	Extrémité de K 3
Ciliature				
Nombre de cinéties somatiques	13 ± 1	13 ou 14	11	10 ± 1
Nombre de cinétosomes/cinétie 1 (K1)	30 ± 2	60 ± 3	57 ± 2	15-18
Nature et répartition des cinétides	14 dicinétides sur les 3/4	24 à 36 dicinétides sur les 2/3	27 dicinétides sur les 4/5	15-18 monocinéti
	antérieurs, puis monocinétides	antérieurs, puis monocinétides	antérieurs, puis monocinétides	
Longueur d'un cil (µm)	3,2 ± 0,60	ND		7 - 10
Longueur du cil caudal (µm)	7,7 ± 0,30	10,7 ± 1,1	ND	15

Parorale (membrane	Simple	Dédoublée	Simple	Simple

(1) Song *et al.*, 2009. ND : non déterminée.

Les uronématidés, Uronematidae Thompson, 1964

Parmi les genres de la famille des uronématidés, *Uronema* Dujardin, 1841 présente au moins 2 ichthyoparasites, *U. marinum* Dujardin, 1841 (voir Les affections de la musculature squelettique) et *U. nigricans* Mueller, 1786 (figure 31). Le premier est actuellement impliqué dans des dermatoses tendant à la systématisation chez le cardeau hirame, *Paralichthys olivaceus* (Song *et al.*, 2009). Le second est responsable d'encéphalites mortelles chez le thon *Thunnus maccoyii*, en Australie (Munday *et al.*, 1997).

Figure 31. *Uronema nigricans* (Oligohymenophorea, Scuticociliata, Uronematidae).

Dessin schématique montrant le corps ovoïde à pôle antérieur aplati et acilié (flèche), la cavité buccale (Ct) longue, le petit nombre de cinéties (< 14), le long cil caudal (Cc) et la vacuole pulsatile (Vp) dans le tiers postérieur avec l'ouverture du pore (Pvp) sur K2. A. Infraciliature de la face ventrale révélée par le protéinate d'argent (le cil caudal n'est pas représenté). B. Face dorsale. C. Face latérale droite. D'après Munday *et al.*, 1997.

Les paraurónématidés, Parauronematidae Small et Lynn, 1985

Les parauronématidés ichthyoparasites sont représentés par le genre *Miamiensis* Thompson et Moewus, 1964 et l'espèce *M. avidus* Thompson et Moewus, 1964 (figures 32 ; voir Les affections du système reproducteur), synonyme senior de *Philasterides dicentrarchi* Dragesco *et al.*, 1995, comme cela a été démontré par Jung *et al.* (2007) chez le cardeau hirame, *Paralichthys olivaceus*. Décrit pour la première fois chez le bar d'élevage (Iglesias *et al.*, 2001), ce scuticocilié est de plus en plus impliqué dans des infections systémiques des pleuronectidés (turbot, *Scophthalmus maximus*) et du bar, *Dicentrarchuslabrax*, en élevage (figure 33). La littérature a fait, jusqu'à présent, plus souvent référence à *P. dicentrarchi* qu'à *M. avidus* dans l'étiologie des scuticocilioses.

Figure 32. *Miamiensis avidus* synonyme senior de *Philasterides dicentrarchi* (Oligohymenophorea, Scuticiliata, Parauronematidae).

A. Dessin schématique d'un trophonte montrant son infraciliature après imprégnation argentique. Noter le faible nombre de cinéties somatiques composées de dicinétides sur les 2/3 antérieurs, suivies de monocinétides ; parorale (Pa) scindée en 2 parties ; scuticus vestigial (Scv) avec 4 à 6 cinétosomes aciliés ; méridien directeur (Med) non cilié rejoignant la cinétie 1 (K1) ; présence,

au pôle postérieur, d’une fibre circulaire connectant les cinéties les unes aux autres ; Ct, cytostome ; Ma, macronucleus ; Mi, micronucleus. B. Pôle postérieur du trophonte avec la fibre circulaire formant un anneau argyrophile (flèche) reliant les cinéties, sauf la dernière (K13) et définissant un complexe polaire basal ; K13 traverse le complexe polaire basal et rejoint l’anneau argyrophile au niveau de K7 ou K8.

Figure 33. ***Miamiensis avidus*****.**

Électromicrographie d’un trophonte ingérant un érythrocyte (flèche) démontrant l’hématophagie du parasite, propriété commune aux scuticociliés ; les cinéties avec leurs monocinétides en partie postérieure du corps et leurs dicinétides dans les 2/3 antérieurs sont bien visibles. Microscopie électronique à balayage, Dragesco *et al.*, 1995.

Les orchitophryidés, Orchitophryidae Cépède, 1910

Initialement décrit comme *Paranophrys carcini* par Grolière et Léglise en 1977, puis renommé *Mesanophrys carcini* (Grolière et Léglise, 1977) Lynn et Small, 1985 (figures 34 et 35), cet organisme commensal des crabes a été reconnu, dans les années 1990, comme le responsable d’infections tégumentaires et systémiques du turbot*Scophthalmus maximus* en France (Grolière *et al.*, non publié ; voir Affections des organes des sens). Le parasite est maintenant impliqué dans des infections identiques dans de nombreux pays (Wang *et al.*, 2005).

Figure 34. ***Mesanophrys carcini*** **(Oligohymenophorea, Scuticociliata, Orchitophryidae).**

A. Dessin de l’infraciliature de la face ventrale après coloration par le protéinate d’argent ; noter l’aspect fusiforme du corps effilé au pôle apical, la forme et la position du macronucleus (Ma) représenté en silhouette, la position du pore de la vacuole pulsatile (Pvp) et le cil caudal (Cc). D’après Grolière et Léglise, 1977. B. Détail de la ciliature buccale, quelques variations mineures dans le nombre et le groupement des cinétosomes sont possibles à partir de ce dessin ; Cp, cytoprocte ; Ct, cytostome ; M1, M2, M3, membranelles orales 1, 2 et 3 ; Pa, membrane parorale ; Sc, scuticus.

Figure 35.***M. carcini.***

Photomicrographie du parasite en face dorsale après coloration par le protéinate d’argent montrant les cinéties et l’infraciliature orale ; le cilié, isolé du turbot, avait été cultivé sur milieu artificiel avant son identification après coloration argentique. © C.A. Grolière.

Les pseudocohnilembidés, Pseudocohnilembidae Evans et Thompson, 1964

Les organismes du genre *Pseudocohnilembus* Evans et Thompson, 1964 font partie des protistes détritiphages de la microfaune aquatique, qui

abondent dans les milieux riches en déchets organiques. Longtemps considérés comme tels, on voit maintenant deux de leurs espèces, *P. persalinus* Evans et Thompson, 1964 (figure 36) et *P. hargisi* Evans et Thompson, 1964, manifester un pouvoir ichthyopathogène vis-à-vis du cardeau hirame, *Paralichthys olivaceus*, dans les élevages sino-coréens (Kim *et al.*, 2004b).

Figure 36. *Pseudocohnilembus persalinus* (Oligohymenophorea, Scuticociliata, Pseudocohnilembidae).

A. Trophonte et son infraciliature après imprégnation argentique ; noter le corps en forme d'olive, la faible densité de la ciliature somatique composée de monocinétides et le parallélisme des membranelles M1 et M2. B. Vue du complexe polaire basal.

Cp, cytoprocte ; Ct, cytostome ; Ma, macronucleus ; Pa, membrane parorale ; Pvp, pore de la vacuole pulsatile. D'après Kim *et al.*, 2004b.

Les scuticociliés apparaissent actuellement comme une menace sanitaire pour la pisciculture et il demeure possible que divers organismes autres que ceux évoqués dans le tableau 4 manifestent leur pouvoir pathogène à l'avenir. Des candidats pourraient se trouver dans la famille des **Philasteridae** Kahl, 1931 avec le genre *Philaster*Fabre-Domergue, 1885, comme il ressort des travaux de Miao *et al.*, 2009.

Les péritriches, Peritrichia Stein, 1859

Les péritriches sont des oligohyménophores dont le corps se divise en trois régions : orale, aborale et télotroque. La région orale superficielle, ou péristome, est bordée d'un sillon décrivant une spirale (spirale ciliaire) et contenant une haplocinétie en position externe (ciliature parorale) et une polycinétie à 3 rangs de cils en position interne (ciliature adorale) ; l'une et l'autre prennent naissance dans la cavité buccale ou infundibulum, région orale profonde à l'extrémité de laquelle se trouve le cytostome ; la ciliature adorale se scinde en 3 membranelles dont 2 se trouvent dans la cavité buccale, et ses cils sont animés d'un mouvement hélicoïdal en sens inverse des aiguilles d'une montre. La région aborale comprend un organite d'attachement, la scopula ; cette scopula, souvent en forme de cupule, est constituée de cinétosomes, de groupes de cils courts et immobiles, et de pores contribuant à l'élaboration des ventouses adhésives ou des pédoncules

chez les espèces sessiles. La bande télotroque est une ceinture ciliée permanente chez les espèces mobiles.

Dans la classification traditionnelle, les péritriches sont formés de deux taxons monophylétiques (Gong *et al.,* 2006) ayant rang d'ordres, les **Sessilida** (sous-ordre des **Sessilina**) et les **Mobilida ou Mobilia** (sous-ordre des **Mobilina**) (tableau 1). L'un et l'autre renferment des organismes qui peuvent devenir ichthyoparasites en cas de développement massif mais ils sont, en règle générale, des commensaux ectozoïques ou, plus rarement, endozoïques des poissons. Les études taxonomiques menées sur ces organismes dans la dernière décennie ont beaucoup insisté sur l'importance des critères phénotypiques pour étayer l'interprétation des résultats de la génétique. Les auteurs s'accordent pour confirmer la cohérence des famillles précédemment délimitées parmi les Sessilida (Sun *et al.,* 2011) et sont tout aussi unanimes pour proposer de sortir les Mobilida du groupe des péritriches et les élever au rang d'un taxon équilvalent (Gong *et al.,* 2006, 2010 ; Tang *et al.*, 2013).

Les sessilides, Sessilida Kahl, 1933

Les sessilides sont des péritriches immobiles pourvus d'un dispositif permettant leur attachement à un organisme aquatique, en l'occurence un poisson. Comme tous les péritriches, ils ont un péristome pourvu d'une spirale ciliaire qui a la caractéristique, dans ce taxon, d'être saillant. La ciliature somatique n'existe que sous la forme d'une frange équatoriale transitoire de cils chez les formes migratrices issues de bourgeonnements, et, chez un des genres, sous celle de trois couronnes ciliaires non locomotrices. Le macronucleus est soit compact, soit cylindrique allongé (saucisse), soit rubanné, et le micronucleus est unique. La reproduction est asexuée (fission binaire, bourgeonnement, bouturage chez les vorticellidés) ou sexuée (conjugaison avec une forme ayant bourgeonné). Le cycle biologique de ces organismes peut passer par la formation de kystes de résistance.

Les sessilides sont des épibiontes branchio-tégumentaires, plutôt que des véritables parasites, et seule une abondance très élevée, sur les branchies par exemple, peut engendrer des troubles pathologiques, mais les observations de cas d'infestations massives sont en augmentation.

Dix genres de sessilides, appartenant à 6 familles, sont présentés ici :

- Les ellobiophryidés, **Ellobiophryidae** Chatton et Lwoff, 1929 :
    - *Caliperia* Laird, 1953 (figure 37) ;
- Les épistylidés, **Epistylidae** Kahl, 1935 :
    - *Apiosoma* Blanchard, 1885 (figure 38),
    - *Epistylis* Erhenberg, 1830 (figures 39 et 40) ;
- Les operculariidés, **Operculariidae** Fauré-Fremiet in Corliss, 1979 :
    - *Propyxidium* Corliss, 1979 (figure 41) ;
- Les scyphidiidés, **Scyphidiidae** Kahl, 1935 :
    - *Ambiphrya* Raabe, 1952 (figures 42, 43 et 44),
    - *Riboscyphidia* Dujardin, 1841 (figure 45) ;
- Les vorticellidés, **Vorticellidae** Ehrenberg, 1838 :
    - *Carchesium* Erhenberg, 1830 (figure 46),
    - *Vorticella* Linnaeus, 1767 (figure 47) ;
- Les zoothamniidés, **Zoothamniidae** Sommer, 1951 :
    - *Zoothamnium niveum* Hemprich et Ehrenberg, 1831 (figure 48),
    - *Z. intermedium* Precht, 1935.

Figure 37. *Caliperia* (Oligohymenophorea, Sessilida, Ellobiophryidae).

Noter la ciliature adorale (Cad) entourant le péristome (Pst), formée de 2 couronnes de cils.

Cph, cytopharynx ; Ma, macronucleus ; Mi, micronucleus.

Figure 38. *Apiosoma* (*Glossatella*) *piscicola* (Oligohymenophorea, Sessilida, Epistylidae).

Cad, ciliature adorale ; Cph, cytopharynx ; Ct, cytostome ; Inf, infundibulum ; Pst, lèvre du péristome ; Ma, macronucleus ; Mi, micronucleus ; Ccil, sillon de la ceinture ciliaire ; Scop, scopula ; Vp, vacuole pulsatile.

Figure 39. *Epistylis* (Oligohymenophorea, Sessilida, Epistylidae).

A. *E. colisarum*. B. *E. lwoffi*. Les couronnes ciliaires externe (Cce) et interne (Cci) du péristome (Pst) sont bien individualisées.

Bg, bourgeon ; Cph, cytopharynx ; Ct, cytostome ; Inf, infundibulum ; Ma, macronucleus ; Sf, sole de fixation. Vp, vacuole pulsatile.

Figure 40. *Epistylis* sp.

Figure 41. *Propyxidium* sp. (Oligohymenophorea, Sessilida, Operculariidae).

Figure 42. *Ambiphrya (Scyphidia)* sp. (Oligohymenophorea, Sessilida, Scyphidiidae).

Un voile couvre la ciliature équatoriale, Ceq.

Cad, ciliature adorale ; Ct, cytostome ; Inf, infundibulum ; Ma, macronucleus rubanné ; Mi, micronucleus ; Pst, péristome ; Scop, scopula ; Vp, vacuole pulsatile.

Figure 43. ***Ambiphrya*** **sp.**

Cilié fixé sur une branchie de poisson-chat *Ictalurus punctatus*, tel qu'il apparaît à l'observation de terrain.

Figure 44. ***Ambiphrya ameiuri*****.**

Trophontes fixés sur la peau d'un tilapia *Tilapia mossambica* intensément infecté. Image de microscopie électronique à balayage. © Kuperman et Matey.

Figure 45. ***Riboscyphidia*** **sp. (Oligohymenophorea, Sessilida, Scyphidiidae).**

Figure 46. ***Carchesium*** **sp. (Oligohymenophorea, Sessilida, Vorticellidae). D'après Dias** ***et al.*****, 2010.**

Figure 47. ***Vorticella*** **sp. (Oligohymenophorea, Sessilida, Vorticellidae).**

Cce, couronne ciliaire externe ; Cci, couronne ciliaire interne ; Cph, cytopharynx ; Ma, macronucleus ; My, myonèmes ; Pst, péristome ; Ti, tige ; Vd, vacuoles digestives ; Vp, vacuole pulsatile.

Figure 48. ***Zoothamnium*** **sp. (Oligohymenophorea, Sessilida, Zoothamnidae).**

Cce, couronne ciliaire externe ; Cci, couronne ciliaire interne ; Cph, cytopharynx ; My, myonèmes ; Ti, tige.

Tableau 5. Présentation comparative des genres de Sessilides potentiellement dangereux pour les poissons.

Caractéristiques	**Dénomination des genres**				
	Caliperia **Laird, 1953**	***Apiosoma*** **Blanchard , 1885**	***Epistylis*** **Erhenberg, 1830**	***Propyxidium*** **Corliss, 1979**	***Am*** **Ra 195**
Famille	Ellobiophryidae	Epistylidae		Operculariidae	Scy
Environnement aquatique	Marin (Pacifique)	Dulçaquicole		Dulçaquicole surtout	Dul sau
Mode de vie	Epizoïque sur poissons	Certaines espèces, libres ou épizoïques sur invertébrés aquatiques et poissons		Epizoïque sur poissons	Cer sur pois
Microhabitat chez le poisson	Peau du corps et des nageoires et branchies				
	Cylindrique	Cylindro-	Cylindroïde,	Ovoïde	

Morphologie		légèrement contractile	conique	conique ou en cloche	allongé ou trapu	Cyl
Dimensions en µm (référence)		(1) (2)	(1)	(1)	(1)	(1)
- longueur du zoïde		30-70	60-110	25-80	45-55	50-9
- diamètre du zoïde		24-52		16-40	18-23	40-(
- longueur du pédoncule						
Organite d’attachement	Scopula	Avec diverticule en boucle	Circulaire, parfois large ou digitée			Equ imn disc Peu
	Pédoncule non contractile			Court, ramifié, zoïdes coloniaux	Court, avec bouclier latéral	
	Pédoncule contractile					
Présence d’une frange ciliaire somatique (non locomotrice)		Chez les télotroques seulement (4)				Adu télo
Macronucleus		Spirale allongée	Compact, conique/ ellipsoïdal	Fer à cheval ou saucisse contournée	Fer à cheval	Rub long con
Nombre d’espèces observées chez les poissons (par défaut)		3	5	5	1	2
Figures		37	38	39 et 40	41	42,

(1) Lom et Dykovà, 1992 (*E. colisarum* : 225 ± 75 × 40 ± 10 µm) ; (2) Peters *et al.*, 2004 ; (3) Stloukal et Matis, 1997 ; (4) Utz *et al.*, 2008 ; (5) Sun *et al.*, 2005 ; (6) Jia *et al.*, 2005.

Les mobilides, Mobilida ou Mobilia Kahl, 1933

Les mobilides ont un corps discoïde ou hémisphérique évoquant une télotroque de sessilide. La région orale (apicale) porte la spirale ciliaire débouchant de la cavité buccale, mais ne borde pas un péristome saillant (disque épistomien), à la différence des sessilides. La région aborale porte un disque adhésif concave, maintenu par un squelette formé de pièces protéiques, que le mouvement permanent de la ciliature somatique plaque sur les supports à la manière d’une ventouse. La ciliature somatique comporte 3 ceintures ciliaires qui sont, à partir de la région orale, une

rangée ciliaire marginale, tactile, et 2 ceintures locomotrices (figures 49 et 50). La reproduction des mobilides est principalement asexuée (fission binaire), la conjugaison demeurant rare et il n'y a pas de formation de kystes. Une seule famille de mobilides sur trois, les **Trichodinidae,** comporte des ichthyoparasites (tableau 6, figures 51-56).

Les trichodinidés, Trichodinidae Clauss, 1874

La plupart des trichodinidés sont ectocommensaux des invertébrés et vertébrés aquatiques (voir Les affections des téguments : dermatoses parasitaires), toutefois, certains sont endocommensaux et 7 genres sur 9 infestent des poissons. Les trichodinidés se caractérisent par l'armature squelettique de leur disque adhésif, l'anneau segmenté. Ce dernier est formé par une succession circulaire de denticules, composés d'une partie centrale à partir de laquelle partent des formations centripètes, les épines et des formations centrifuges, les ailerons (figure 49). Les denticules de l'anneau segmenté, appelés épines radiaires primaires, sont imbriqués les uns dans les autres, soutenus par un réseau de microfibrilles en fines baguettes et forment une couronne. Les épines radiaires primaires se prolongent par des épines radiaires secondaires qui, recouvertes par une pellicule, forment la membrane mobile d'aspect légèrement strié (figure 49). Au macronucleus en fer à cheval, est associé un seul micronucleus. Les modalités de reproduction sont celles indiquées pour les mobilides.

Figure 49. Trichodinidés (Oligohymenophorea, Mobilida).

Vue dorsale (A), latérale (B) et ventrale (C). D'après les électromicrographies d'Urawa et Arthur, 1991.

Acm, anneau ciliaire marginal ; Ccloc, couronne ciliaire locomotrice ; Ccm, couronne ciliaire marginale ; Cph, cytopharynx ; Ct, cytostome ; Dt, denticules ; Dadh, disque adhésif ; Epr, épines radiaires (primaires, Epr I, ou secondaires, Epr II) ; Scad, Spirale ciliaire adorale.

Au plan morphologique, les trichodinidés se caractérisent par l'angle de rotation de leur spirale ciliaire et par leur disque adhésif. Ce dernier ne peut être valablement observé qu'après la mise en œuvre d'une technique d'imprégnation argentique (Lom et Dyková, 1992 ; Hoffman, 1999). En effet, si la simple observation microscopique d'un cilié porteur d'un disque adhésif oriente facilement son classement parmi les trichodinidés, la diagnose du genre et de l'espèce exige la coloration argentique. Les

publications suivantes apportent les éléments nécessaires à l'identification morphologique des trichodinidés : Basson et Van As, 1989 ; Basson et Van As, 2006 ; Lom et Dyková, 1992 ; Tang *et al.*, 2013.

Les genres de trichodinidés infestant les poissons sont présentés sous forme de tableau comparatif (tableau 6).

Figure 50. Trichodinidés.

Parasites observés sur le terrain, ici sur des branchies de bar *D. labrax*. © J.C. Raymond.

Figures 51-56. Trichodinidés.

Représentation schématique de la spirale ciliaire et des denticules correspondant aux 7 genres de trichodinidés ichthyoparasites présentés dans le tableau 6.

Tableau 6. Présentation comparative des genres de trichodinidés ichthyoparasites potentiels. D'après Lom, 1995 ; Basson et Van As, 2006 ; Mitra et Bandyopadhyay, 2009.

Caractéristiques		**Genres de Trichodinidae Clauss, 1874**				
		Trichodina **Ehrenberg, 1838**	***Hemitrichodina*** **Basson et Van As, 1989**	***Vauchomia*** **Mueller, 1938**	***Paratrichodina*** **Lom, 1963**	***T*** **L**
Milieu aquatique		Dulçaquicole et marin	Dulçaquicole	Dulçaquicole	Dulçaquicole (11 sp.) marin (3 sp.)	D
Forme générale		Discoïdale ou hémisphérique	Sensiblement hémisphérique	Hémisphérique ou conique	Hémisphérique aplatie	P h
Tours de la spirale ciliaire adorale		0,9-1,5	0,9-1,5	2,5-3	0,4-0,8	0,
Figures		51A	51B	52A	53A	5
Diamètres (µm)	Disque adhésif	40-100	40-100	Jusqu'à 95	16-31	1
	Anneau segmenté	17-51	27-45	?	14-24	9
Denticules	Nombre	15-54	18-24	44-65	18-31	1
	Partie centrale	Tronconique prolongée d'un petit cône	Identique à Trichodina	Evoque la forme générale d'un rasoir à main dont la lame est l'aileron et le manche, l'épine	Sans projection vers le denticule précédent	T l' d p u
	Aileron	Falciforme	Très réduit		Plus ou moins cranté	Ir l'
	Epine	Pic légèrement	Bien		Bien	D

		incurvé	développée		développée	
	Figures	51A	51B	52B	53B	5
Microhabitat		Branchie, peau tractus urinaire (2)	Peau	Tractus urinaire	Branchie, tractus urinaire	B
Nombre minimum d'espèces valides		140	1	2	11	1

(1) *Dipartiella* : *D. simplex* : marin ; *D. kasubski* : dulçaquicole (Mitra et Bandyopadhyay, 2009) ; (2) dans le tractus urinaire des espèces dulçaquicoles : *Trichodina urinaria*, *T. uretra*.

⏵⏵ Les dinoflagellés, phylum Pyrrophyta, syn. Dinoflagellida Diesing, 1866

Eukaryota ; Chromalveolata ; Alveolata ; Dinozoa ; Dinoflagellata

Caractéristiques communes au taxon des dinoflagellés

Les dinoflagellés sont des organismes haploïdes dotés des propriétés générales suivantes : cellule partagée en 2 parties, une antérieure (épicône) et une postérieure (hypocône), par un sillon circulaire ou cingulum ; mobilité par 2 flagelles, l'un équatorial, l'autre longitudinal, insérés au centre du corps cellulaire ; le flagelle équatorial, enrubanné, parcourt le cingulum, le longitudinal, récurrent, suit un sillon perpendiculaire au premier (le sulcus) formé dans l'hypocône et se déploie au pôle postérieur de la cellule ; corps protégé par une thèque de plaques cellulosiques contenues dans les alvéoles sous-corticaux chez la plupart des espèces (figure 57) ; noyau appelé « dinocaryon » dans lequel les chromosomes restent condensés en hélice, l'ADN étant associé à une protéine basique particulière ; mitose fermée et fuseau extra-nucléaire ; centre cellulaire absent ; photoautotrophie avec présence de chloroplastes chez environ la moitié des espèces et phagotrophie chez l'autre moitié ; respiration et excrétion par diffusion ; reproduction asexuée par fission binaire et aussi sexuée, chez de nombreuses espèces, par fusion de 2 cellules flagellées aboutissant à la formation d'un planozygote diploïde biflagellé qui perd

ensuite ses flagelles, s'enkyste (hypnozygote), sédimente et persiste jusqu'à redonner des organismes initiaux ; reproduction ayant un cycle particulier chez les espèces ichthyoparasites ; formation de kystes de résistance chez certaines espèces. Le groupe compte plus 3 000 espèces, pour la plupart marines, qui constituent des composants importants de la chaîne alimentaire. Parmi ces espèces, se trouvent les organismes appelés « algues toxiques », comme *Pfiesteria*Steidinger and Burkholder, 1996, *Alexandrium*Halim, 1960 et *Dinophysis*Ehrenberg, 1839. Ces algues sont connues pour les accidents toxiques qu'elles peuvent induire (genre *Pfiesteria*) chez les poissons et les consommateurs de poissons et fruits de mer. Toutefois, environ 150 espèces de dinoflagellés sont ectoparasites, la plupart chez des invertébrés et quelques-unes chez des poissons marins (*Amyloodinium*) ou dulçaquicoles (*Piscinoodinium*). D'après les classifications phylogénétiques, les dinoflagellés sont des **Dinophytes** Buetschli, 1885, **Alvéolobiontes** dans le taxon des **Chromalvéolés** (Lecointre et Le Guyader, 2006) ou des **Dinozoa** Cavalier-Smith, 1981, **Alveolata** Cavalier-Smith, 1991, du super-groupe des **Chromalveolata** Adl *et al.,* 2005 (tableau 1). Gómez (2012) a réalisé une compilation des dinoflagellés, ce qui permet de regrouper l'ensemble des individus connus et, ainsi, disposer d'éléments de taxonomie (tableau 1 bis) ; toutefois, l'auteur reconnaît que la classification de ces dinoflagellés est loin d'être résolue, principalement au niveau des ordres actuellement utilisés, ce qui explique les désaccords constatés avec d'autres schémas taxonomiques (Adl *et al.,* 2012).

Figure 57. Représentation schématique d'un trophonte d'*Ichthyodinium chabelardi*.

Cing, cingulum ; Epco, épicône ; Fcing, flagelle transversal (cingulaire) ; Fsulc, flagelle longitudinal (sulcal) ; Hypco, hypocône ; Pcel, plaques cellulosiques ; Pap, pôle apical ; Sulc, sulcum.

Les dinoflagellés ichthyoparasites

Deux organismes, *Amyloodinium ocellatum* Brown, 1931 et *Piscinoodinium pillulare* (Schäperclaus, 1954) Lom, 1981 sont des ichthyoparasites externes avérés. Il s'y ajoute *Crepidoodinium cyprinodontum* Lawler, 1967 et *C. australe*Lom, Rohde et Dyková, 1993, surtout ectocommensaux, mais dont la prolifération peut être constatée lors de l'intervention diagnostique.

Une deuxième espèce de *Piscinoodinium*, *P. limneticum* (Jacobs, 1946) Lorn, 1981 avait été décrite, mais sa validité paraît douteuse (Levy *et al.*, 2007). Enfin, un autre organisme, découvert par Hollande et Cachon (1952), *Ichthyodinium chabelardi*, parasite interne morphologiquement très différent des précédents, manifeste son action morbide sur les œufs et larves de divers poissons marins (sardine *Sardina pilchardus*, bar *Dicentrarchus labrax*, turbot *Scophthalmus maximus (Psetta maxima)*, maquereau *Scomber scombrus*. Le nombre des rapports au sujet de *I. chabelardi* est en augmentation (Meneses *et al.*, 2003) mais des études plus récentes tendent à séparer *Ichthyodinium* des dinoflagellés et à le dénommer *Perkinsoide chabelardi* n. gen. (Gestal *et al.*, 2006). Citons, enfin, pour mémoire *Oodinioides vastator* (assigné aux Oodiniacées), un organisme décrit par Reichenbach-Klinke en 1970 et qui n'a jamais été revu depuis.

La taxonomie des dinoflagellés est réorganisée en permanence à la lumière des progrès réalisés dans la connaissance de leur génome et le tableau 1B, qui complète et actualise les éléments présentés dans le tableau 1, n'en reflète bien entendu qu'une image provisoire. Des points de vue de leur morphologie et de leur cycle biologique, les dinoflagellés ichthyoparasites se montrent déjà très différents de la majorité des dinoflagellés à vie libre.

Les trois organismes des genres *Amyloodinium* Brown et Hovasse, 1946 (figures 58 et 59), *Piscinoodinium* Lom, 1981 (figures 60 et 61) et *Crepidoodinium* Lom et Lawler in Lom, 1981 ont un trophozoïte en forme de petit sac retourné dont la paroi, renforcée de plaques cellulosiques, laisse passer, par une ouverture inférieure restreinte, une structure permettant l'attachement sur les cellules de l'hôte (disque adhésif). De ce disque, partent des sortes de micro-racines, les rhizoïdes, s'ancrant dans le cytoplasme des épithéliocytes de l'hôte, mais les dispositifs d'attachement apparaissent différents selon les organismes (figure 62). Les autres caractères différentiels des dinophycées ichthyoparasites (dimensions, couleur, chloroplastes, grains d'amidon, etc.) figurent dans le tableau 7.

Figure 58. *Amyloodinium ocellatum* (Dinoflagellata, Peridiniales, Oodinidae).

Image de microscopie photonique sur branchies.

Figure 59. *Amyloodiniumocellatum*.

Image de microscopie électronique à balayage montrant des trophontes (flèches) fixés sur l'extrémité d'un filament branchial qui enfle et montre des érosions (pointe de flèche). © Kuperman et Matey.

Figure 60. ***Piscinoodinium*** **sp. (Dinoflagellata, Gymnodiniales, Blastodiniphyceae).**

Image de microscopie photonique montrant un trophonte (T) attaché sur un fragment cutané.

Figure 61. ***Piscinoodinium*** **sp.**

Photomicrographie d'empreinte de tissu infecté, après coloration de Gram : noter les rhizoïdes (flèches).

Figure 62. Présentation comparative des dispositifs d'attachement respectifs des dinoflagellés ichthyoparasites sur les cellules de l'hôte.

A. *Amyloodinium ocellatum*. B. *Piscinoodinium pillulare*. C. *Crepidoodinium* (Dinoflagellata, Blastodiniales).

Chpl, chloroplastes ; Fl, flagelle ; Fmf, faisceau de microfibrilles ; Fsulc, insertion du flagelle longitudinal ; Gamd, grains d'amidon ; H ; cellule hôte ; Mit, mitochondries ; Mt, microtubules ; N, noyau ; Phpl, phagoplasme ; Pla, plaque d'attachement ; Pus, pusules ; Rhc, rhizocystes ; Rhz, rhizoïdes ; Stom, stomopode ; Sulc, sulcum ; Thq, thèque ; Vd, vacuoles digestives.

Tableau 7. Présentation comparative des dinoflagellés ichthyoparasites externes. D'après Lom et Dykovà, 1992 ; Saldarriaga *et al.*, 2004 ; Levy *et al.*, 2007.

Genre Espèce	***Amyloodinium ocellatum*** **Brown, 1931**	***Piscinoodinium pillulare*** **Lom, 1981**	***Crepidoodinium*** **Lom et Lawler in Lom, 1981**
Classe	Dinophyceae		
Sous-classe	Peridiniphycidae	Gymnodiniphycidae	
Ordre	Péridiniales	Gymnodiniales	Blastodiniales
Milieu	Marin	Dulçaquicole	Saumâtre
Microhabitat	Épithéliums branchiaux	Épithéliums branchiaux et tégumentaires	Épithéliums tégumentaires
Forme et couleur du trophozoïte	Ovoïde, grisâtre	Ovoïde, blanchâtre à brunâtre	Vert brillant
Plus grand diamètre	350 µm	150 µm	800 µm
Attachement à l'épithélium	Solide par rhizoïdes implantés en profondeur	Solidité moyenne par rhizocystes	Faible par rhizocystes minuscules
Stomopode	Présent	Absent	Absent
Stigmas sur les dinospores	Présents	Absents	Absents
Chloroplastes	Absents	Présents	Présents

Grains d'amidon	Présents	Présents	Présents
Vacuoles digestives	Présentes	Absentes	Absentes
Stades non-dinokaryotiques	Présents	Absents	Présents
Plaque thécale	Présente	Absente	Présente
Nombre maximum de dinospores par trophonte	256	256	2048
Figures	58, 59 et 62	60, 61 et 62	62

Le cycle biologique comporte une phase de multiplication se déroulant dans un kyste libre dans l'environnement aquatique, qui libère un grand nombre de dinospores flagellées mobiles amplifiant le risque d'infestation des hôtes (figure 63).

Euryxènes et cosmopolites, *A. ocellatum* et *P. pillulare* engendrent des dermatoses et des branchites graves quand le milieu favorise leur prolifération (température > 23 °C ; confinement ; présence de matières organiques), conditions fréquentes en cas de réutilisation de l'eau, dans les installations fonctionnant en circuit fermé pour l'élevage intensif, les aquariums publics et en aquariophilie.

Figure 63. Cycle biologique des organismes dinoflagellés ichthyoparasites externes des genres *Amyloodinium*, *Piscinoodinium* et *Crepidoodinium*.

Le trophonte mûr cesse de s'alimenter, rétracte ses rhizoïdes et se détache du poisson qu'il parasitait (1). Il devient tomonte, édifie un kyste à l'aide des sécrétions de ses mucocystes (2) et entreprend sa reproduction (3) par palintomie (4). Le tomonte, libre dans l'environnement ou adhérent à un support, donne naissance à des dinospores (5) dont le nombre varie avec l'espèce du parasite (tableau 7). Les dinospores flagellées se déplacent à la recherche d'un poisson hôte sur lequel elles se fixent (6).

***Ichthyodinium chabelardi*Hollande et Cachon, 1953**

Dinoflagellé endoparasite, *I. chabelardi,* (figure 64) (Dinoflagellata, Syndiniales)se présente initialement comme une cellule de 15 µm de diamètre dans le vitellus des œufs de diverses espèces de poissons marins. Cette cellule forme un plasmode par divisions nucléaires successives aboutissant au schizonte primordial de 100-140 µm. Ce dernier émet, autour de chaque noyau, des digitations cytoplasmiques qui vont former des schizontes secondaires dans le vitellus. Ces schizontes, en forme de rosace, forment des cordons de cellules de 1 à

2 mm de long. Ces cellules représentent la 3e génération de schizontes, formations oblongues devenant sphériques après plusieurs mitoses. La réserve de vitellus de l'œuf ou de la vésicule ombilicale est alors épuisée et il en résulte des mortalités embryonnaires ou larvaires (voir Les affections du système reproducteur). La rupture de la paroi de la réserve vitelline libère les cellules parasitaires dans l'environnement où elles sont disponibles pour un nouveau cycle (Meneses *et al.*, 2003).

Figure 64. *Ichthyodiniumchabelardi* (Dinoflagellata, Syndiniales.

Schizonte en division. Lom et Dyková, 1992 ; d'après Hollande et Cachon, 1953.

Les apicomplexes, phylum Apicomplexa Levine, 1970

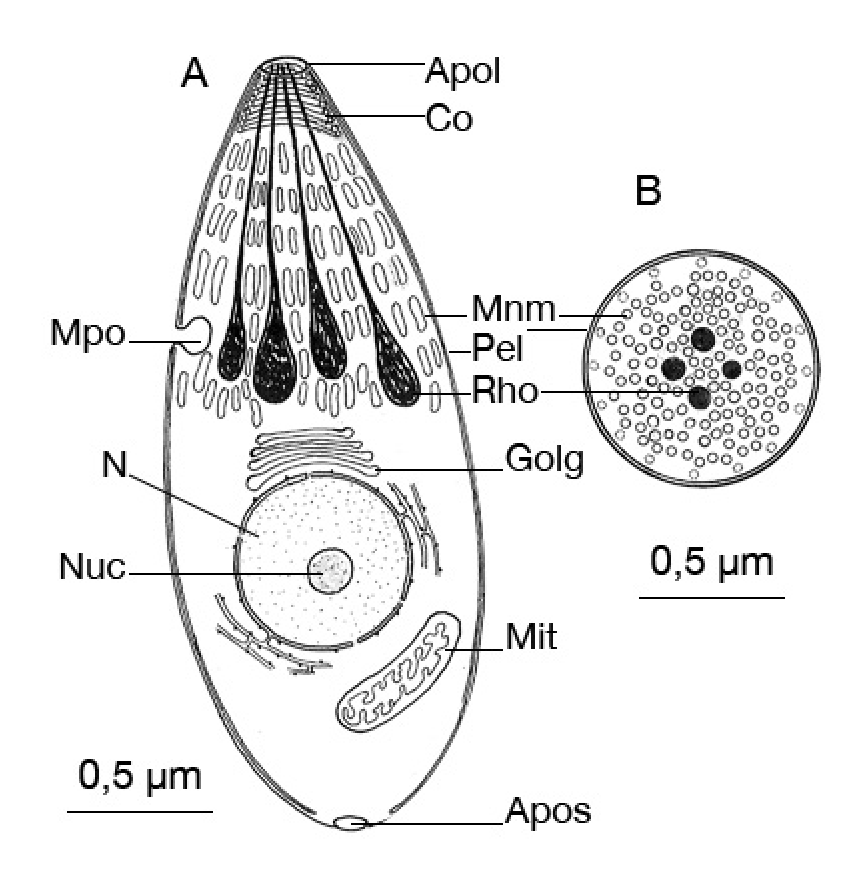
Eukaryota ; Alveolata ; Apicomplexa

Les apicomplexes se rangent parmi les **Alveolata**/Alvéolobiontes dont ils constituent un groupe de 2e rang, et environ 6 000 espèces en ont été décrites (tableau 1). En groupe de 3e rang se trouvent les Aconoidasidaet les Conoidasida. Les organismes ichthyoparasites de ces 2 taxons n'ont, pour l'instant, qu'un faible impact sur la santé des poissons chez lesquels ils s'en tiennent, le plus souvent, au simple parasitisme. En revanche, les Aconoidasidaet les Conoidasida constituent une menace sanitaire considérable pour la santé humaine et celle du bétail. Chez les premiers, se trouvent les agents du paludisme, les **Plasmodiidae**Mesnil, 1903, et ceux des piroplasmoses animales, les **Babesiidae***Poche, 1913*. Les seconds regroupent les agents des coccidioses des mammifères et des oiseaux.

Caractéristiques communes aux apicomplexes

Ces organismes présentent, au pôle apical de certains de leurs stades, une structure originale, le complexe apical, impliqué dans l'invasion de la

cellule de l’hôte et qui est à l’origine de leur désignation taxonomique (figure 65). L’alimentation s’effectue par diffusion, pinocytose ou endocytose au fond d’un minuscule cytostome (le micropore), la respiration par diffusion et l’excrétion également par diffusion ou par vacuoles. Le cycle de développement complet des apicomplexes (figure 66) alterne trois phases de reproduction, sexuée (gamétogonie) et asexuée (sporogonie et schizogonie) d’évolution intracellulaire. La sporogonie intervient toujours à la suite de la gamétogonie par divisions du zygote, des formes enkystées pouvant être élaborées au cours de ces deux phases pour aboutir à la dissémination extérieure : gamétocyste avant fécondation, oocyste contenant le zygote avant division et méïose, sporocyste rempli de spores infectieuses, les sporozoïtes. Les sporozoïtes, qui se déplacent par reptation grâce à l’ondulation de leurs crêtes alvéolaires, représentent la seule forme mobile des organismes de ce groupe, qui ne possèdent ni cils, ni flagelles, à l’exception de leurs microgamètes (gamètes mâles). L’autre phase de multiplication asexuée, la schizogonie, intervient dans l’hôte nouvellement colonisé sous forme de cycles successifs formant des générations de schizozoïtes qui pénètrent immédiatement dans les cellules voisines avant que ne reparaisse la gamétogonie. Selon les groupes taxonomiques, ce schéma général peut offrir de nombreuses variantes. Chez les **Piroplasmorida**, la reproduction sexuée peut manquer et la schizogonie laisse place à une simple division binaire appelée mérogonie. Cette phase schizogonique disparaît totalement et ne laisse que deux formes, la gamétogonie et la sporogonie chez les **Gregarina** (qui ne comportent pas d’ichthyoparasites). Les apicomplexes sont, selon les taxons, soit homoxènes et transmis par contagion (ingestion d’oocystes), soit hétéroxènes et transmis par la morsure d’un invertébré vecteur biologique actif qui est, de ce fait, l’hôte définitif du parasite. Dans le premier cas, on a affaire à des organismes qui sont principalement parasites des épithéliocytes du tube digestif et de ses annexes, alors que, dans le second, ce sont surtout des parasites de cellules sanguines (hémoparasites) qui peuvent aussi se développer dans des cellules rénales, spléniques et hépatiques. Il peut se produire qu’un invertébré (crustacé), ayant avalé des oocystes avec sa nourriture naturelle, s’infecte avec les sporozoïtes libérés dans son tube digestif. Si le crustacé est alors ingéré par un poisson, ce dernier peut contracter une infection eimérienne suggérant ainsi la possibilité de l’hétéroxénie du parasite (Landau *et al.*, 1975).


A
Apol
Co
B
Mnm
Mpo
Pel
Rho
N
Golg
Nuc
0,5 µm
Mit
0,5 µm
Apos

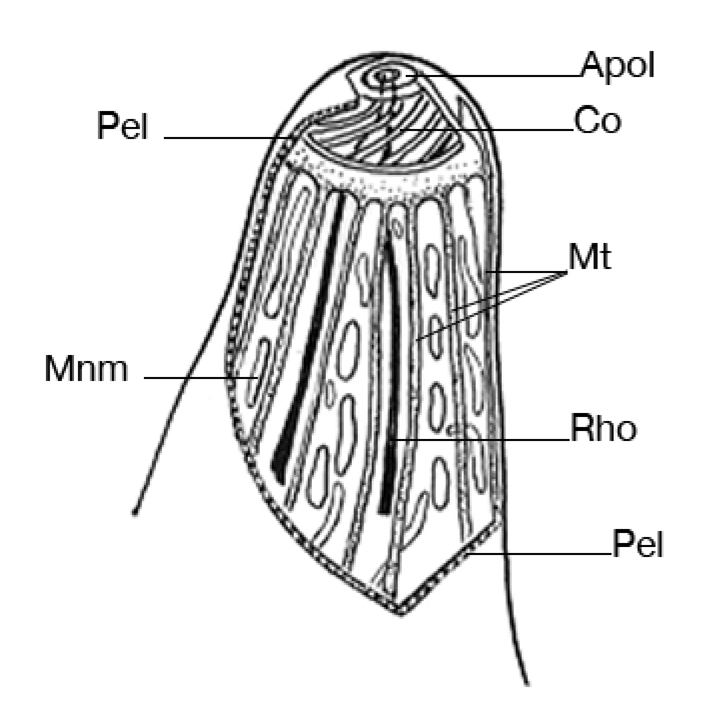

C
Apol
Pel
Co
Mt
Mnm
Rho
Pel

Figure 65. Apicomplexes.

A. Diagramme schématique montrant les organites typiques d'un mérozoïte. B. Coupe transversale du précédent passant juste au-dessus du micropore. C. Représentation schématique du complexe apical. D'après Lom et Dyková, 1992 et Knell, 1991.

Apol, anneau polaire ; Apos, anneau postérieur ; Co, conoïde ; Golg, appareil de Golgi ; Mit, mitochondrie ; Mnm, micronème ; Mpo, micropore ; Mt, microtubules ; N, noyau ; Nuc, nucléole ; Pel, pellicule ; Rho, rhoptrie.

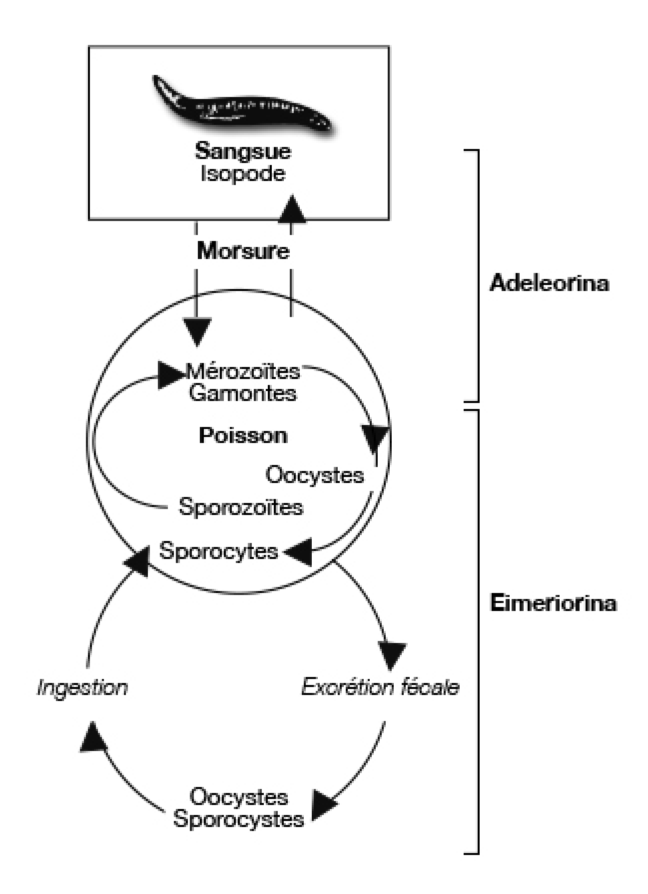


Figure 66. Cycle biologique général des apicomplexes.

Les apicomplexes ichthyoparasites

Les caractéristiques générales des taxons d'apicomplexes intéressant les poissons sont présentées dans le tableau (tableau 8).

Tableau 8. Caractéristiques générales des taxons d'apicomplexes contenant des ichthyoparasites.

	Conoidasida	Aconoidasida

	Coccidiasina			
	Adeleorina	**Eimeriorina**	**Haemospororida**	**Piroplasmorida**
Familles	Haemogregarinidae Dactylosomatidae	Cryptosporiidae Calyptosporidae Eimeriidae Barrouxiidae	Plasmodiidae	Haemohormidiidae
Anneau polaire	Présent		Présent	
Conoïde	Présent		Présent/absent	Absent
Micronèmes	Présents		Présents	Présents/absents
Microtubules sous-pelliculaires	Présents		Présents	Présents/absents
Micropores	Présents		Présents	Présents/absents
Formes de la schizogonie	Mérogonie		Mérogonie	Mérogonie
	Gamétogonie		Gamétogonie	
	Sporogonie		Sporogonie	
Nombre de générations de mérozoïtes	Généralement non limité	Limité	Non limité	
Reproduction sexuée	Présente		Présente	Incertaine
Microhabitat chez le poisson	Cellules sanguines	Entérocytes	Cellules sanguines et autres	
Hôte définitif	Invertébré	Vertébré	Invertébré	
Hôte intermédiaire	Vertébré	Absent/facultatif	Vertébré	
Mode de transmission	Vecteur	Contagion	Vecteur	

Les aconoïdasides, Aconoidasida Mehlhorn, Peters, et Haberkorn, 1980

Les aconoïdasides ont un complexe apical dépourvu de conoïde chez les stades mobiles de la reproduction asexuée (tableau 8). Ils possèdent des macrogamètes et des microgamètes formés indépendamment et des zygotes diploïdes mobiles (oocinètes). Deux taxons comportent des ichthyoparasites, les **Haemosporida** et les **Piroplasmorida**.

Les hémosporides, Haemosporida Danilewsky, 1885

Les hémosporides, encore appelées hémosporidies ou hémospororides, ont des microgamètes flagellés issus de la schizogonie, un zygote mobile avec conoïde et des sporozoïtes se développant dans l'oocyste. Un seul genre, *Mesnilium* Misra *et al.*, 1972, est ichthyoparasite, mais sans conséquences sanitaires. Le parasite infecte seulement le cytoplasme des érythrocytes dans lequel il forme de petits mérozoïtes et de gros gamontes encerclant le noyau.

Les piroplasmorides, Piroplasmorida Wenyon, 1926

Les piroplasmorides (piroplasmides, piroplames), parasites des érythrocytes, sont des organismes de taille inférieure à 8 µm, polymorphes (ronds, piriformes, en bâtonnet, amiboïdes), dépourvus de conoïde et de flagelles à tous leurs stades, dépourvus de microtubules sous-pelliculaires et ne formant pas d'oocystes, ni de sporocystes. Leur développement, dont la mérogonie est la seule forme de schizogonie, s'accomplit en alternance entre un vertébré et un invertébré (sangsue). Deux genres, *Haemohormidium* Henry, 1910 et *Haematractidium* Henry, 1910, sont ichthyoparasites, mais, eux aussi, sans impact sanitaire.

Les conoïdasides, Conoidasida Levine, 1988

Les conoïdasides ont un complexe apical avec conoïde presque toujours présent chez les stades mobiles de la reproduction asexuée. Les flagelles, quand ils existent, se trouvent sur les microgamètes (gamètes mâles). Les gamètes présentent une anisogamie prononcée et forment des oocystes avec des sporozoïtes dotés d'une pellicule à trois feuillets. Le taxon est polyphylétique et les bases de ses subdivisions sont encore mal assurées. On trouve les formes ichthyoparasites dans une de ses deux sous-classes (groupe de 4e rang), celle des **Coccidiasina** Leuckart, 1879, qui correspond à la sous-classe des coccidies, **Coccidia** Leuckhart, 1879 au sens large, de la classification classique.

Les coccidiasines se divisent en 4 ordres dont l’un, celui des **Eucoccidiorida** Léger et Duboscq, 1910, comprend les ichthyoparasites. Dans cet ordre, les gamètes mûrs sont à développement intracellulaire et le zygote est rarement mobile. Les eucoccidiorides ou coccidiés au sens large se divisent en 2 sous-ordres (groupes de 5e rang), **Adeleorina** et **Eimeriorina**.

Les adéléorines, Adeleorina Léger, 1911

Les adéléorines ont des gamontes mâles et femelles en syzygie et le microgamonte produit 1 à 4 microgamètes aflagellés. Le cycle biologique de ces organismes s’accomplit entre un poisson et un invertébré, sangsue ou crustacé isopode gnathidé,hôtes définitifs du parasite (Davies et Johnston, 1995). Les adéléorines, communément appelées hémogrégarines, comportent 2 familles de parasites sanguins, les **Haemogregarinidae** (Neveu-Lemaire) Léger, 1911 et les **Dactylosomatidae** Jakowska et Nigrelli, 1955. Ces deux familles comportent chacune des parasites de poissons, principalement marins (Davies et Johnston, 1995 ; Davies et Johnston, 2000, Davies *et al.*, 2004). Les genres ichthyoparasites sont *Haemogregarina* Danilewsky, 1885, *Cyrilia* Lainson, 1981 et *Desseria* Siddall, 1995 chez les hémogrégarinidés et, chez les dactylosomatidés, *Babesiosoma* Jakowska et Nigrelli, 1956 et *Dactylosoma* Labbé, 1894. Nous présentons les adéléorines sous la forme d’un tableau comparatif établi sur la base de leurs cycles de développement (tableau 9).

Tableau 9. Présentation des adéleorines ichthyoparasites d’après les caractéristiques de leur cycle biologique. D’après Barta, 2000 ; Davies et Johnston, 1995, 2000 ; Molnár, 2006.

Taxonomie	**Famille**	**Haemogregarinidae**		
	Genre	***Cyrilia***	***Desseria***	***Haemogregar a***
	Espèce type	***C. lignieresi* Laveran, 1906**	***D. myoxocephali***	***H. stepanowi* Danilewsky, 1885**
	Nature du vertébré	Actinoptérygien		Tortue
	Hôte type	*Synbranchus marmoratus*	*Myoxocephalus* spp.	*Emys orbicula*
	Mérogonie			

	Mérogonie			
Vertébré hôte intermédiaire	Sites	Érythrocytes, leucocytes et blastes	Endothéliums, leucocytes, jamais les érythrocytes	Érythrocytes, leucocytes et blastes
		Dans une vacuole parasitophore		
	Forme des méronts	Banane, croissant		
	Mérozoïtes produits par cycle	1er cycle : 8	ND	2 à 16
		2e cycle : 4 (1)		
	Gamétogonie			
	Sites	Érythrocytes, leucocytes et blastes	Érythrocytes	Érythrocytes, leucocytes et blastes
	Gamontes	Dans les cellules sanguines infectées ou libres dans		
	Stade transmis à l'invertébré	Gamonte		
Invertébré hôte définitif	**Nature de l'invertébré**	Sangsue Glossiphonidae		Sangsue ou isopode
	Hôte type	*Haementeria lutzi*	*Malmiana scorpii*	ND
	Devenir des gamontes	Union en syzygie dans le tube digestif		
	Nombre de microgamètes/microgamontes	4		
	Sporogonie			
	Sites	Epithéliocytes du tube digestif		
		Dans une vacuole parasitophore du cytoplasme		
	Zygote	Immobile		
	Sporozoïtes/ookystes	16 à plus de 60	16 à 32	4-8
	Sporozoïtes	D'abord libres dans le tube digestif puis migration		
	Mérogonie	Absente	Un ou plusieurs cycles dans les	
	Stade transmis au poisson	Sporozoïte	Mérozoïte	

(1) Les mérozoïtes produits au cours du dernier cycle de mérogonie dans le poisson donnent les gamontes ; ND : non déterminé.

Les adéléorines ont été découvertes lors d'examens cytologiques du sang de poissons atteints d'infection naturelle (figure 67) et les observations ont été très nombreuses depuis les travaux initiaux de Laveran et Mesnil (1901 et 1902). En effet, les poissons infectés peuvent être nombreux en milieu marin (jusqu'à 36 % dans l'Atlantique nord-ouest), mais les taux de prévalence sont très faibles en eau douce, au moins en Europe centrale

(Lom et Dyková, 1992). Comme il s'agissait d'infections naturelles et que les cycles biologiques des parasites sanguins observés étaient inconnus, les identifications ont longtemps reposé sur les gamontes présents dans les cellules sanguines. Ainsi la tendance a-t-elle été de conférer à l'hémogrégarine le nom d'espèce du poisson infecté, et il en est résulté un foisonnement d'espèces (autour de 300) dans le genre *Haemogregarina*. Pour cette raison, les parasitologistes se sont efforcés d'apporter de la cohérence taxonomique dans ce groupe et, à la suite des travaux de Siddall (1995), Barta (2000) et Davies et Johnston (2000), de nombreux organismes initialement classés « *Haemogregarina* » ont changé de taxon et d'appellation. D'ailleurs dès 1959, Mohammed et Mansour (cités par Barta, 2000) proposaient de nommer *Haemogregarina* spp lato sensu, les adéléorines dont la sporogonie n'était pas connue et d'appliquer l'appelation *Haemogregarina* spp stricto sensu à celles, en petit nombre, dont la sporogonie avait été observée.

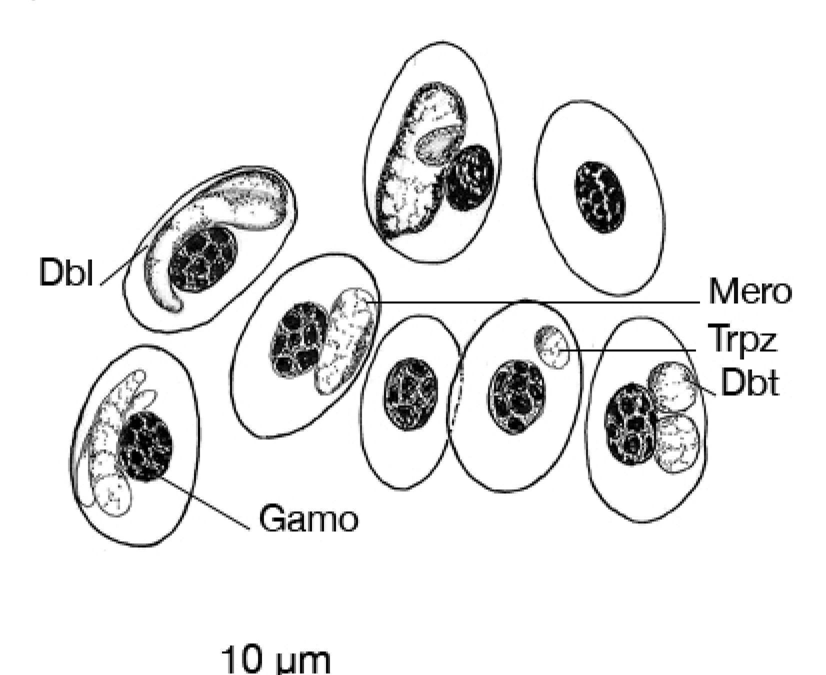


Figure 67. *Haemogregarina bigemina* (Coccidiasina, Adeleorina, Haemogregarinidae).

Stades parasitaires intracytoplasmiques dans des érythrocytes de *Lipophrys pholis* shanny. D'après Davies *et al.*, 2004.

Dbl, division binaire longitudinale ; Dbt, division binaire transversale ; Gamo, gamonte en formation ; Mero, méronte en formation ; Trpz, trophozoïte.

À titre d’exemple, le genre *Desseria* a été créé pour accueillir de nombreuses ex-*Haemogregarina*. Le genre *Hepatozoon* Miller, 1908 qui ne comptait qu’un seul ichthyoparasite parmi ses nombreux membres, a vu ce dernier transféré chez les hémogrégarines et, de ce fait, ne renferme maintenant que des parasites d’amphibiens et de reptiles.

Les adéléorines (tableau 9) comprennent, d’une part, des taxons seulement ichthyoparasites, les genres *Cyrilia* (1 espèce) et *Desseria* (plus de 40 espèces) et, d’autre part, des taxons dont les membres parasitent à la fois des poissons et différents groupes de vertébrés hôtes intermédiaires, les genres *Haemogregarina*, *Babesiosoma* et *Dactylosoma*. Le genre *Haemogregarina* actuel est considéré comme parasite de chéloniens (son hôte type est la cistude d’Europe *Emys orbicularis*), mais il héberge encore des organismes ichthyoparasites. C’est donc, pour l’instant, un taxon dans lequel on remise des organismes en attente d’affectation pertinente. Tel est le cas pour *H. bigemina* Laveran et Mesnil, 1901, espèce marine, connue depuis longtemps, ubiquiste et cosmopolite (Davies *et al.*, 2004), dont le vecteur est un isopode gnathidé (Davies et Smit, 2001 ; Davies *et al.*, 2004), alors que les vecteurs des autres hémogrégarines, comme des adéléorines en général, sont des sangsues. De même, une mérogonie intraleucocytaire est rapportée pour *H. bigemina*, mais pas chez l’espèce de vertébré hôte type. Un genre nouveau pourrait donc être créé pour cette hémogrégarine. Les dactylosomatidés (genres *Babesiosoma* et *Dactylosoma*) concernent principalement les amphibiens, mais aussi des poissons. D’une manière générale, les cellules de ces adéléorines ont, à l’observation, une taille plus petite que celle des hémogrégarinidés.

Les infections engendrées par les adéléorines sont généralement silencieuses (Davies et Johnston, 2000), mais peuvent parfois déboucher sur la formation de nodules viscéraux et musculo-tégumentaires chez le turbot *Scophthalmus maximus* (Kirmse, 1980). De semblables cas cliniques ont été observés en France (voir Granulomes) et effectivement attribués à une hémogrégarinose (Baudin-Laurencin, non publié). Par ailleurs, des infections sévères, bien que rares, peuvent engendrer des modifications de la cytologie sanguine (Eiras, 1990).

Les eimériorines, Eimeriorina Léger, 1911

Les eimériorines connaissent un développement indépendant de leurs macro- et microgamontes, ces derniers produisant un grand nombre de microgamètes bi- ou triflagellés et n'évoluant pas en syzygie. L'oocyste renferme généralement des sporocystes contenant eux-mêmes les sporozoïtes. La structure et le contenu des oocystes constituent le fondement de la systématique des genres et espèces d'eimériorines du taxon qui comprend des parasites du tube digestif (voir Les affections du système digestif) et autres organes. Davies et Ball (1993) ont rédigé une revue de la biologie des eimériorines des poissons et dressé un inventaire de leurs hôtes et de leurs microhabitats. Parasites homoxènes, les eimériorines ont un cycle biologique complexe (figure 68).

Quatre familles d'eimériorines comprennent des coccidies ichthyoparasites : les Eimeriidae, les Barrouxiidae, les Calyptosporidae et les Cryptosporidae. Les eimériidés sont les plus riches en espèces parasites des homéothermes comme des ectothermes.

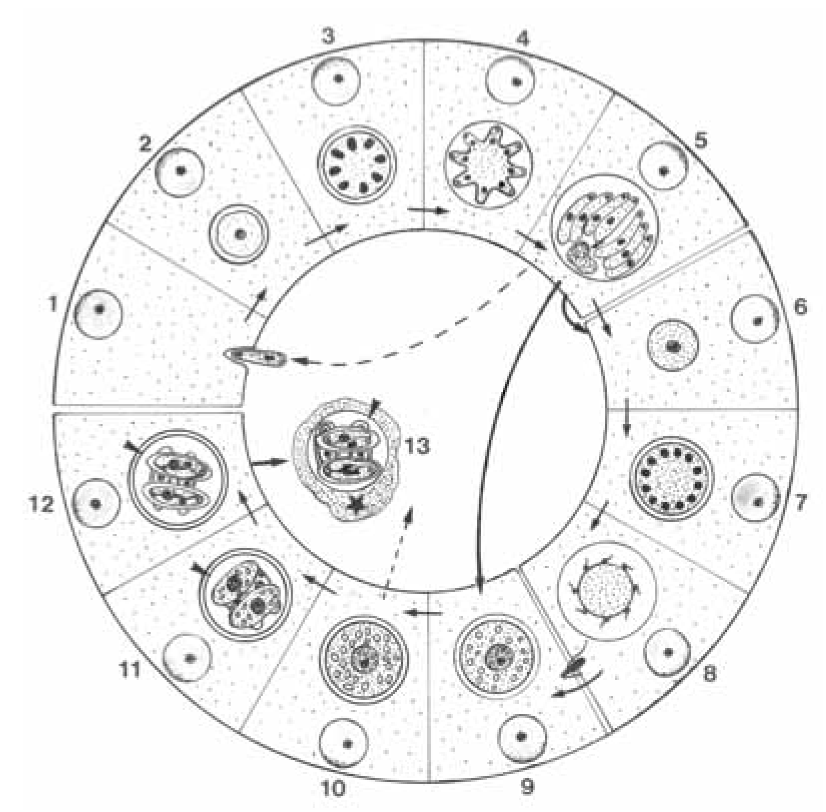


Figure 68. Schéma du développement d'une eimériorine intestinale intra-entérocytaire de poisson.

1, pénétration d'un sporozoïte dans un entérocyte ; 2, croissance dans une vacuole parasitophore ; 3, divisions nucléaires ; 4, ectomérogonie ; formation de mérozoïtes et d'un corps résiduel dans la

vacuole, puis émissions des mérozoïtes qui, soit répètent les stades 1 à 5, soit engagent la gamétogonie (stades 6 à 9) ou, parfois, entreprennent une nouvelle endomérogonie ; 6 à 8 microgamétogénèses et émission de microgamètes ; 9, formation d'un macrogamète et fécondation par un microgamète ; 10, formation du zygote émis, en l'état, dans la lumière intestinale ou demeurant dans le sporocyste ; 11, sporogenèse ; 12, spore contenant les sporocystes et les sporozoïtes ; 13, la spore (pointe de flèche) est relâchée dans la lumière intestinale, souvent incluse dans la cellule hôte dégénérée, l'ensemble formant le corps jaune (étoile).

Les eimériidés, Eimeriidae Minchin, 1903

Les eimériidés partagent les caractéristiques suivantes : oocystes à paroi mince contenant chacun de 0 à plus de 4 sporocystes univalves, c'est-à-dire sans ligne de déhiscence, avec leurs sporozoïtes disposés tête-bêche ; mérogonie et gamétogonie s'effectuant dans les cellules infectées et sporogonie, en dehors, voire complètement à l'extérieur de l'hôte ; microgamètes bi- ou triflagellés ; cycle biologique homoxène. Les eimériidés sont principalement des parasites du tube digestif, mais ils peuvent aussi infecter d'autres organes en y provoquant des formations nodulaires. Quatre genres d'eimériidés comportent des ichthyoparasites : *Eimeria ; Epieimeria ; Isospora* ; *Octosporella*.

Eimeria Schneider, 1875

Elles possèdent des oocystes à 4 sporocystes, renfermant chacun 2 sporozoïtes, fermés par le corps de Stieda à leur pôle le plus fin (figure 69). L'effacement du corps de Stieda permet la sortie des sporozoïtes du sporocyste. Le développement est en général intracellulaire. Le genre *Eimeria* est cosmopolite et parasite plus de 100 espèces de poissons dulçaquicoles et marins. Son microhabitat est principalement constitué par des épithéliums du tube digestif et de ses organes annexes, ainsi que du système urinaire et de l'appareil génital, voire par d'autres localisations (Davies et Ball, 1993).

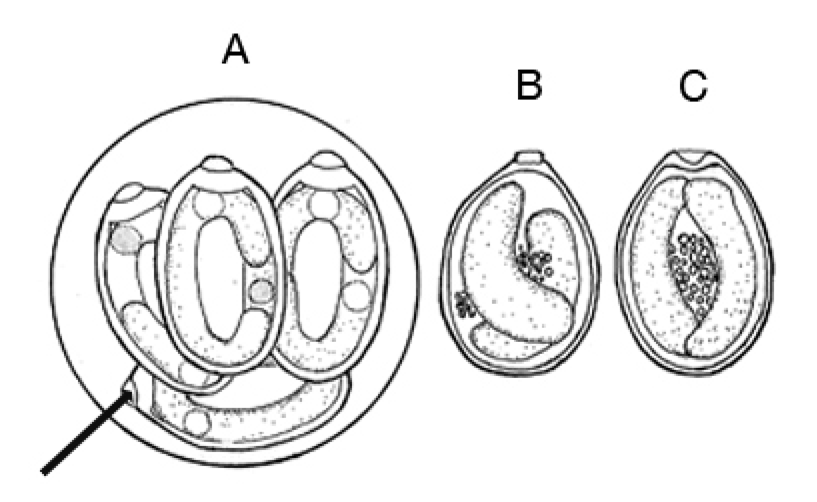


Figure 69. *Eimeria* sp. (Coccidiasina, Eimeriorina, Eimeriidae).

Présentation de 3 espèces différentes. A. *E. variabilis*, oocyste et ses sporocystes ; B. *E. catalana*, sporocyste et sporozoïtes ; C. *E hexagona*. Le corps de Stieda est indiqué par une flèche. D'après Lom et Dyková.

Epieimeria Dyková et Lom, 1981

Comme les *Eimeria*, les *Epieimeria* ont des oocystes sphériques à 4 sporocystes contenant 2 sporozoïtes chacun et fermés par un corps et un sous-corps de Stieda. En revanche, leur mérogonie et leur gamétogonie sont épicellulaires (dans les villosités de l'entérocyte) (figure 70) et leur gamétogonie est intracellulaire, sauf chez *E. anguillae* (Léger et Hollande, 1922) Dyková et Lom, 1981 où elle peut être intercellulaire ou survenir, le plus souvent, dans la lumière intestinale ou le milieu extérieur. Les *Epieimeria* sont homoxènes et comptent au moins 4 espèces ichthyoparasites du tube digestif : *E. anguillae* chez les anguilles européenne *Anguilla anguilla* et américaine *A. rostrata* ; *E. isabellae* Lom et Dyková, 1982 chez le congre *Conger conger* ; *E. lomae* Daoudi, Kadujković, Marquès et Bouix 1987 chez la rascasse brune *Scorpaena porcus* ; *E. puytoraci* Daoudi *et al.*, 1989 chez le crénilabre-tanche *Symphodus tinca.*

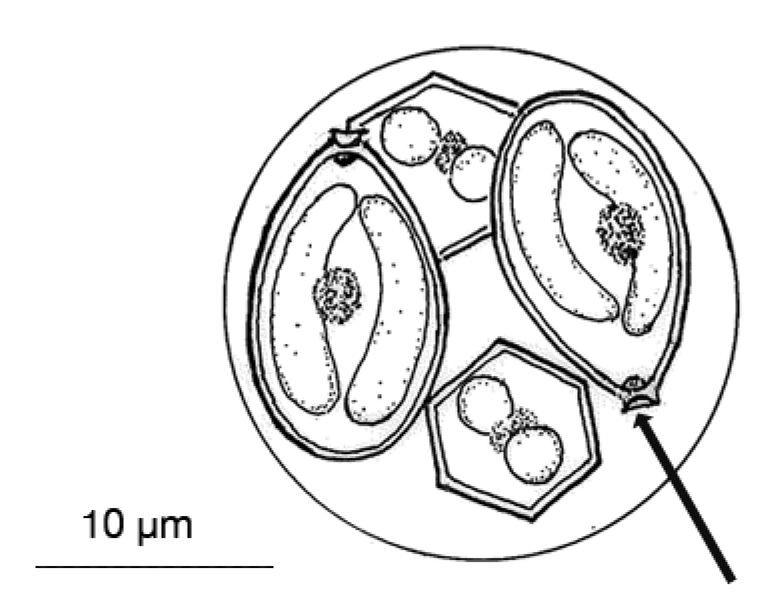


Figure 70. ***Epieimeria anguillae*** **(Coccidiasina, Eimeriorina, Eimeriidae).**

Le sous-corps de Stieda est indiqué par une flèche. D'après Lom et Dyková.

Isospora Schneider, 1881

Leurs oocystes, ovoïdes, renferment 2 sporocystes pourvus d'un corps de Stieda marqué et d'un sous-corps de Stieda, qui renferment chacun 4 sporozoïtes (figure 71). Surtout parasites d'homéothermes, de reptiles et d'amphibiens, les *Isospora* comptent au moins 3 espèces infectant le rein de poissons paléarctiques de Chine et d'Ouzbékistan.

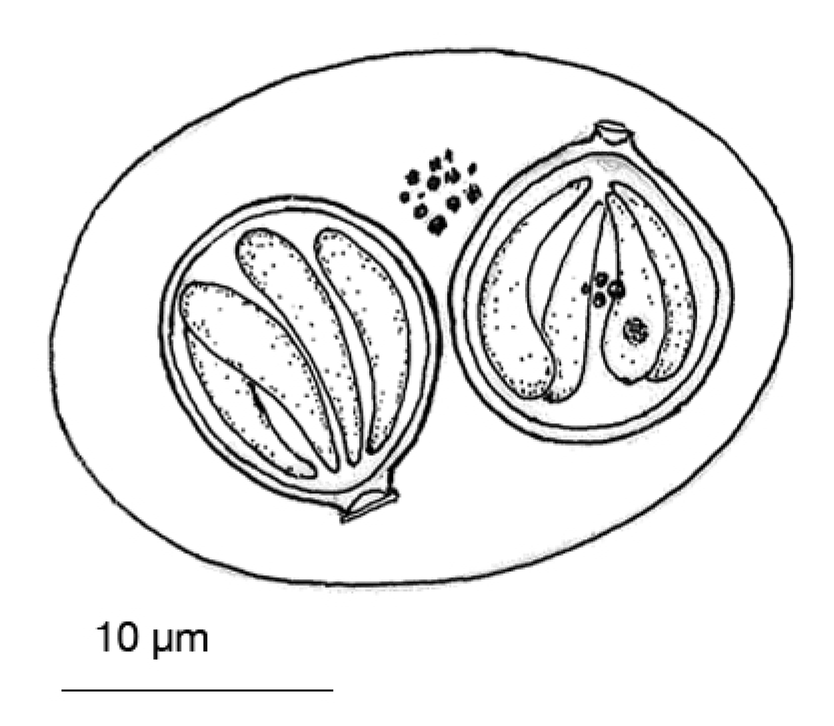


Figure 71. ***Isosporasinensis*** **(Coccidiasina, Eimeriorina, Eimeriidae).**

Noter la présence d’un corps de Stieda. D’après Lom et Dyková.

Octosporella Ray et Raghavachari, 1942

Les oocystes, subsphériques, présentent 8 sporocystes sans corps de Stieda, contenant 2 sporozoïtes chacun (figure 72). Ils parasitent 3 espèces de vairons néarctiques (Ontario) respectivement : *Notropis cornutus* pour *O. notropis* Li et Desser, 1985 dans l’intestin, la vessie gazeuse et la rate ; *Notemigonus crysoleucas* pour *O. opeongoensis* Li et Desser, 1985 dans la vessie gazeuse ; *Pimephales promelas* pour *O. sasajewunensis* Li et Desser, 1985, également dans la vessie gazeuse.

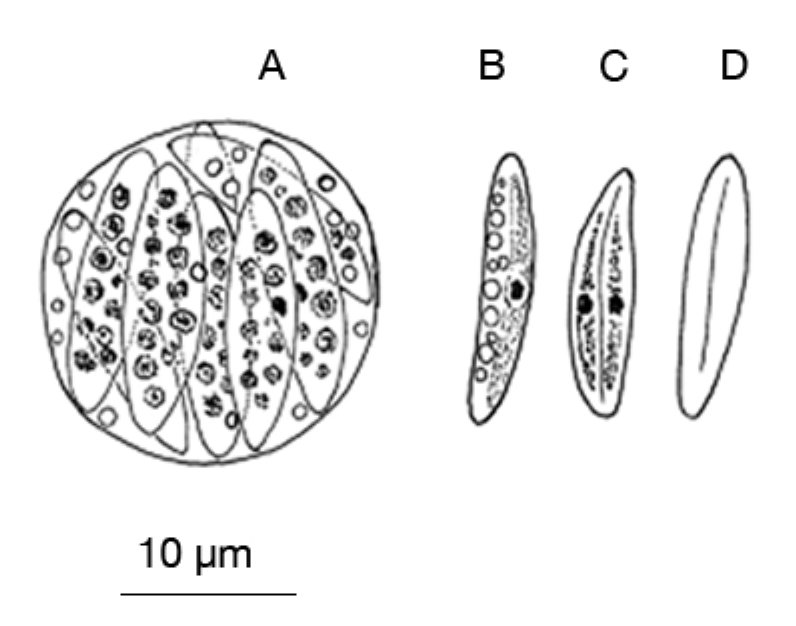


Figure 72. ***Octosporella notropis*** **(Coccidiasina, Eimeriorina, Eimeriidae).**

A. oocyste mûr dont les sporocystes contiennent de nombreux résidus granuleux ; B. sporocyste mûr avec résidus granuleux et un sporozoïte ; C. sporocyste mûr avec résidus granuleux et 2 sporozoïtes disposés parallèlement. D. sporocyste vide et sa ligne de suture. D'après Li et Desser, 1985.

Les barrouxiidés, Barrouxiidae Léger, 1911

Chez les barrouxiidés, les oocystes sphériques ou subsphériques ont 4 sporocystes bivalves à 2 sporozoïtes disposés tête-bêche, la ligne de suture des valves étant surtout visible en microscopie électronique. Les parasites sont homoxènes. Deux genres de la famille comptent des ichthyoparasites, *Goussia* et *Crystallospora*.

Goussia Labbé, 1896

Les sporocystes portent une suture longitudinale (figure 73). Plus de 50 espèces ont été recensées (Lom et Dyková, 1992 ; Davies et Ball, 1993), qui parasitent les poissons dulçaquicoles et marins et ont le

même microhabitat que les *Eimeria* avec, en plus, les endothéliums vasculaires et la graisse péritonéale.

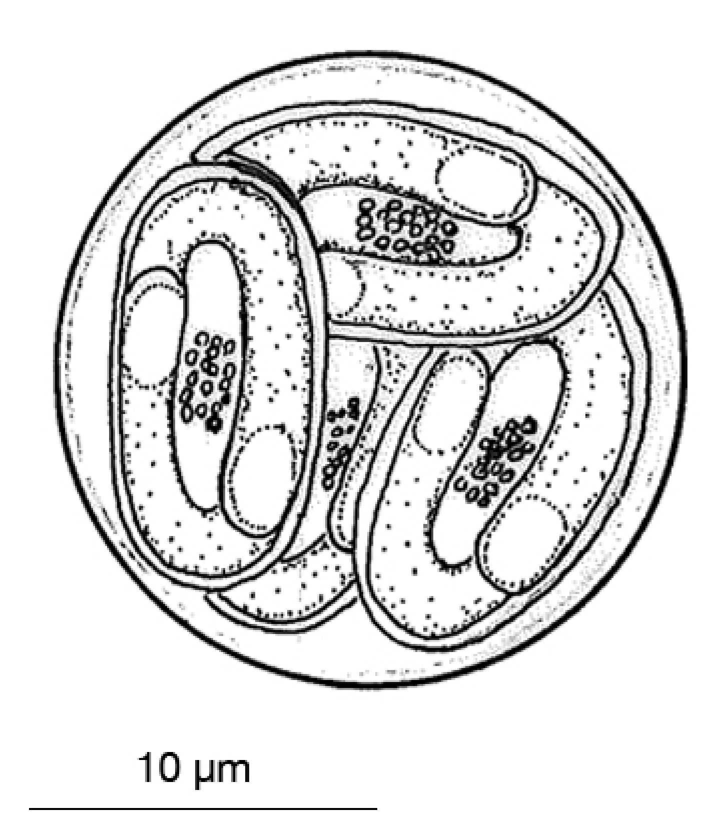


Figure 73. ***Goussia carpelli*** **(Coccidiasina, Eimeriorina, Barrouxiidae).**

D'après Lom et Dyková.

Crystallospora Labbé, 1896

Les sporozoïtes ressemblent à des cristaux constitués de 2 pyramides jointes par leurs bases hexagonales, la jonction formant une ligne de suture équatoriale (figure 74). Il n'en existe qu'une espèce, *C. cristalloides* (Thélohan, 1893) Dyková et Lom, 1981 qui se rencontre dans la muqueuse intestinale des motelles *Motella* des côtes atlantiques et méditerranéennes françaises.

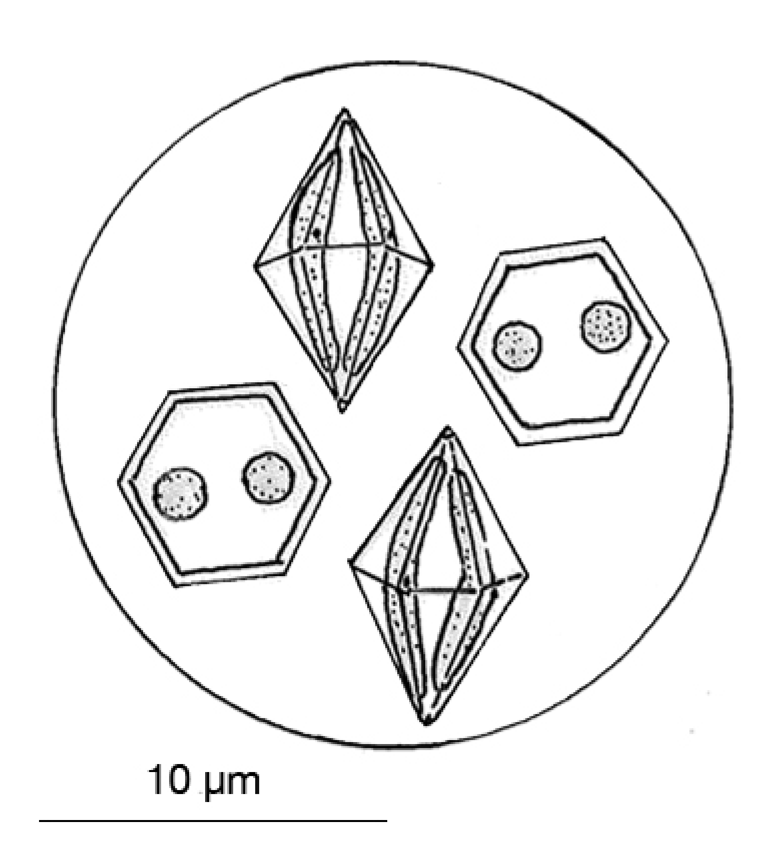


Figure 74. ***Crystallophora cristalloides*** **(Coccidiasina, Eimeriorina, Barrouxiidae).**

D’après Lom et Dyková.

Les calyptosporidés, Calyptosporidae Overstreet, Hawkins et Fournie, 1984

Les calyptosporidés se définissent par : des oocystes à 4 sporocystes, contenant 2 sporozoïtes chacun ; l’absence de corps de Stieda, mais la présence d’une fente oblongue qui constitue l’orifice de sortie des sporozoïtes à leur pôle antérieur et se prolonge par une crête de part et d’autre des commissures de la fente ; la présence d’un voile d’origine sporocystique recouvrant la fente, voile soutenu par des projections également sporocystiques, les sporopodes ; une protubérance postérieure ; un développement endocellulaire, la sporogonie pouvant aussi se dérouler hors de la cellule initialement infectée (figure 75). Il y a un seul genre, *Calyptospora*Overstreet, Hawkins et Fournie, 1984. Le cycle biologique, hétéroxène, implique des crustacés, hôtes intermédiaires, et des téléostéens

dulçaquicoles dont les hépatocytes et les pancréatocytes constituent le microhabitat parasitaire (Fournie *et al.*, 1985).

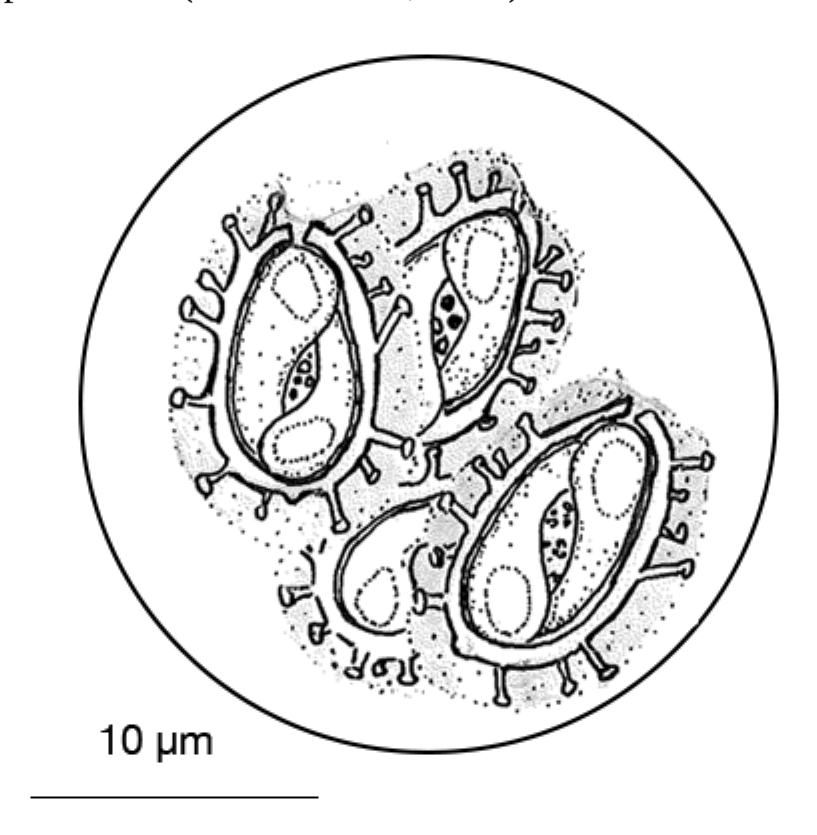


Figure 75. ***Calyptospora funduli*** **(Coccidiasina, Eimeriorina, Calyptosporiidae).**

D'après Lom et Dyková.

Les cryptosporidiidés, Cryptosporidiidae Léger, 1911

Les cryptosporidiidés se distinguent par les caractères suivants : oocystes subsphériques de dimensions bien inférieures à celles des autres coccidies, hébergeant 4 sporozoïtes nus (sans sporocystes) et juxtaposés en forme de virgule, rangés parallèlement (figure 76) ; développement, pour partie, épicellulaire (mérogonie et gamétogonie) et, pour partie, intracellulaire (gamétogonie), les oocystes se trouvant ensuite dans le tube digestif de poissons ; relation à la cellule hôte différente de celle de *Epieimeria* qui a aussi un développement épicellulaire (figure 77). Bien que l'existence de *Cryptosporidium* ait été rapportée à plusieurs reprises depuis l'article initial de Hoover *et al.* (1981), Graczyk (2008) considère qu'il n'en existe pour l'instant que 2 espèces valides chez les poissons, *Cryptosporidium molnari*

n. sp. Alvarez-Pellitero et Sitja-Bobadilla, 2002 et *Cryptosporidium scophthalmi* n. sp. Alvarez-Pellitero *et al.*, 2004. Ces organismes sont présents, parfois en abondance, dans le tube digestif des daurades *Sparus aurata* et des bars *Dicentrarchus labrax* d'aquaculture des côtes de la péninsule ibérique, mais, si des lésions sont bien constatées au plan histologique, l'expression clinique de l'infection est rare.

Figure 76. *Cryptosporidiumscophthalmi* (Coccidiasina, Eimeriorina, Cryptosporiidae).

D'après Alvarez-Pellitero *et al.*, 2004.

Figure 77. Développement épicellulaire des eimériorines.

D'après Lom et Dyková.

Mcyt, membrane cytoplasmique de la cellule hôte ; Mvp, membrane de la vacuole parasitophore ; H, cellule hôte ; N, noyau ; Orgal, organelles nutritionnelles ; Vpar, vacuole parasitophore ; Zd, zone dense.

Le parasitisme digestif dû aux eimériidés peut engendrer des entérites graves (Kent et Hedrick, 1985), comme ce fut le cas chez le carassin *Carassius auratus* infecté par *Goussia carpelli* Léger et Stankovich, 1921 (voir Les affections du système digestif).

Les flagellés, phylum Sarcomastigophora Honigberg et Balamuth, 1963

Eukaryota ; Excavata ; Fornicata ; Euglenozoa et Eukaryota ; Chromalveolata ; Stramenopiles ; Opalinata

Caractéristiques communes aux flagellés

Les flagellés sont des protistes présentant un ou plusieurs flagelles à un moment de leur cycle. En outre, le corps cellulaire de ces organismes possède une excavation (ampoule, cytopharynx, sillon) d'où émergent le ou les flagelles (figure 78). L'excavation est un dispositif facilitant la captation des proies et des substances dissoutes apportées par le courant produit par le mouvement flagellaire. Ces organismes, parasites ou non, sont hétérotrophes : les proies pénètrent par le cytostome, sont endocytées et

digérées dans la cellule, tandis que les substances dissoutes entrent par osmotrophie ; leur respiration et leur excrétion s'effectuent par diffusion ; leur reproduction est, le plus souvent, asexuée. Enfin, les flagellés ichthyoparasites se transmettent par contagion ou par vecteurs biologiques actifs, par exemple les sangsues pour les trypanosomes et certains cryptobias. Cependant, la présence de l'excavation sous-tendue par une armature cytoplasmique tubulo-fibrillaire chez ces organismes flagellés, ainsi que des arguments de phylogénétique moléculaire, font proposer une nouvelle nomenclature : **Excavata** Adl *et al.*, 2005 ou **Excavobiontes** Lecointre et Le Guyader, 2006. Par ailleurs, un petit nombre d'organismes flagellés endocommensaux plutôt que parasites, les opalines, se situent parmi les **Stramenopiles** Patterson, 1989, emend. Adl *et al.*, 2005 du super-groupe des **Chromalveolata** Adl *et al.*, 2005 ou **Chromalvéolés** Lecointre et Le Guyader, 2006 (tableau 1).

Figure 78. Diagramme schématique de l'organisation générale d'un stade mûr de trypanosomatidé.

D'après Lom et Dyková.

Cpax, corps paraxial ; Cytsq, cytosquelette de microtubules corticaux ; Fla, flagelle antérieur ; Flr, flagelle récurrent ; Gly, glycosome ; Golg, appareil de Golgi ; Kpl, cinétoplaste ; Ksom, cinétosome ; Mit, mitochondrie ; N, noyau ; Nuc, nucléole ; Pfl, poche du flagelle ; Rer, réticulum endoplasmique rugueux ; Vd, vacuole alimentaire ; Zafl, zone d'attachement des flagelles.

Les flagellés ichthyoparasites

À l'échelon inférieur de la classification, les flagellés ichthyoparasites se partagent entre le groupe des **Euglenozoa**/ **Euglénobiontes** et celui des **Fornicata**/ **Métamonadines** (tableau 1). Chez les **Euglénobiontes** se trouvent les protistes des genres *Trypanosoma*, *Cryptobia* (syn. *Trypanoplasma*), *Ichthyobodo*. Parmi les **Métamonadines** figurent principalement les organismes du genre *Spironucleus*.

Les euglénobiontes, Euglénobiontes Lecointre et Le Guyader, 2006

Syn. Euglenozoa Cavalier-Smith, 1981, emend. Simpson, 1997

Les euglénobiontes sont des excavabiontes généralement biflagellés et, plus rarement, monoflagellés. Les flagelles prennent naissance dans une ampoule située en position apicale ou subapicale et sont généralement associés à un sillon nutritif tubulaire. L'appareil cinétique (cinétide) comporte 2 cinétosomes et 3 racines microtubulaires d'arrangement asymétrique par cinétosome. Les crêtes mitochondriales sont discoïdes (forme de raquette de ping-pong).

Chez les euglénobiontes, les flagellés ichthyoparasites appartiennent au taxon des **Kinetoplastea** Honigberg, 1963, équivalent à l'ordre des **Kinetoplastida** Honigberg, 1963, *emend*. Vickerman, 1976.Les cinétoplastides sont des protistes euglénobiontes, monoflagellés ou surtout biflagellés, pléomorphes dans leurs hôtes. Ils possèdent une mitochondrie unique, souvent ramifiée, qui fait le tour du corps cellulaire et renferme de l'ADN circulaire, réuni en une (ou plusieurs) masse(s) appelée(s) cinétoplaste(s). Cet ADN est aisément révélable par des colorations, comme celles de Giemsa ou de Feulgen, ainsi que par fluorescence. Le corps cellulaire est renforcé par une armature de microtubules doublant la face interne de la membrane plasmique. Le (ou les) flagelle(s) sort(ent) d'une poche dans laquelle s'ouvre la vacuole pulsatile. L'axonème du flagelle est renforcé par un corps paraxial. Le noyau comporte des vésicules et un nucléole très développé persistant pendant la division cellulaire.

Les cinétoplastides comportent les 2 familles hébergeant les ichthyoparasites, les **Trypanosomatidae** et les **Bodonidae**.

Les trypanosomatidés, Trypanosomatidae Doflein, 1901

*Trypanosoma*Gruby, 1843

Les trypanosomes sont des hémoflagellés et donc, tous parasites. Ils possédent un seul flagelle antérieur, moteur, attaché ponctuellement ou en totalité à la membrane plasmique. Les mouvements flagellaires engendrent la formation de la membrane ondulante en tirant sur le corps cellulaire. Le cinétoplaste, compact et de petite taille, est associé avec la base du cinétosome (figure 79). Ces parasites, responsables de graves infections de l'homme (la maladie du sommeil) et des animaux homéothermes, ne sont

que rarement pathogènes pour les poissons. Toutefois, *T. murmanense* Nikitin, 1927 (figure 80), transmis par la sangsue *Johanssonia arctica*, est impliqué dans des troubles pathologiques graves survenant chez des poissons marins de bonne valeur commerciale comme la morue *Gadus morhua* et des pleuronectidés dans l'Atlantique du nord-est. Lom et Dyková (1992) citent une dizaine d'espèces de *Trypanosoma* issues de poissons marins et dulçaquicoles et Hoffman (1999), dix-sept. Le nom de chaque espèce est souvent donné d'après celui de l'espèce hôte, par exemple *T. carassii*Mitrophanow, 1883. Le pléomorphisme des trypanosomes ne facilite pas leur identification dans les hôtes infectés, poissons et sangsues.

Figure 79. *Trypanosomacarassi* (Metakinetoplastina, Trypanosomatida, Trypanosomatidae).

Photomicrographie de trophozoïtes fixés et colorés dans un frottis sanguin de carpe *Cyprinus carpio*, montrant leur flagelle unique et leur cinétoplaste. © I. Dyková.

Figure 80. *Trypanosoma murmanense* (Metakinetoplastina, Trypanosomatida, Trypanosomatidae).

Représentation schématique à différents stades de l'infection chez la morue *Gadus morhua* : A, 10 J ; B, 18 J ; C, 45 J. D'après Khan, 1978 in Lom et Dyková, 1992.

Les bodonidés, Bodonidae Bütschli, 1887

Cryptobia Leidy, 1846 (synonyme *Trypanoplasma* Laveran et Mesnil, 1901)

Les organismes du genre *Cryptobia* ont deux flagelles émis au pôle antérieur de la cellule, mais dont l'un, le flagelle postérieur ou récurrent, s'incurve vers l'arrière et chemine accolé au corps cellulaire. Une proéminence, plus ou moins marquée selon les espèces, le rostre, peut être présente en avant des points d'émergence des flagelles. Le cinétoplaste des *Cryptobia* est généralement volumineux (figures 81 à 86). Le corps cellulaire comporte, sur ses 2/3 postérieurs, une dépression marquée qui se dirige vers le cytostome situé dans le tiers antérieur du corps. Ces organismes se transmettent, selon les espèces, par contagion ou par vecteurs biologiques actifs, des sangsues. Certaines espèces, comme *C. salmositica* Katz, 1951 connaissent les deux modes de transmission.

Figure 81. *C. borreli*.

Figure 82. ***C. branchialis*.**

Figure 83. ***C. bullocki*.**

Figure 84. ***C. iubilans.***

A. Vue latérale droite. B. Vue ventrale : noter le rostre (Ro) marqué, délimité par la crête pré-orale.

Cph, cytopharynx ; Fla, flagelle antérieur ; Flr, flagelles récurrent ; Golg, Golgi ; Kpl, cinétoplaste ; N, noyau.

Figure 85. ***C. salmositica.***

Figure 86. ***C. borreli* (Kinetoplastida, Bodonidae).**

Photomicrographie de trophozoïtes fixés et colorés dans un frottis sanguin de carpe *Cyprinus carpio*, montrant leurs 2 flagelles et leur cinétoplaste. © I. Dyková.

Tableau 10. Présentation comparative des *Cryptobia* ichthyopathogènes. D'après Woo, 2006 ; Callahan *et al.*, 2002.

Espèce	***C. borreli* * (Laveran et Mesnil, 1901)**	***C. branchialis* Nie in Chen, 1955**	***C. bullocki* (Strout, 1965)**	***C. iubilans* Nohynkova, 1984**	***C. salmositica* Katz, 1951**
Milieu	**Dulçaquicole**	**Dulçaquicole et marin**	**Marin**	**Dulçaquicole**	**Dulçaquicole**
Aire géographique	Paléarctique	Holarctique et littoral	Estuaires et côte atlantique nord-américains	Ethiopienne (Afrique orientale) et centraméricaine chez les cichlidés Cosmopolite en aquariums d'ornements	Néarctique
Dimensions de la cellule fixée (µm)	24 ± 3 × 4,9 ± 1,2	13 ± 4,5 × 3,5 ± 1,3	17,6 ± 5 × 2,7 ± 1,5	9 ± 3,5 × 4,5 ± 1	15 ± 9,5 × 2,8 ± 1,2
Dimensions du cinétoplasme (µm)	7 ± 1,4	3,6 ± 1,6 × 1 ± 0,4	3,60 ± 1,9 × 1,2 ± 0,6	2,1 × 1	5,5 ± 3,5 × 1,25 ± 0,75
Microhabitat	Sang	Téguments et branchies	Sang	Tube digestif et viscères fermés	Sang
Pouvoir pathogène	Infection souvent silencieuse, parfois débilitante	Branchites	Infection anémiante, débilitante et létale	Entérite débilitante mais tendant à l'infection systémique	Infection systémique congestivo-hémorragique, létale

				létale plus dangereuse	
Cycle biologique	Dixène	Homoxène	Dixène	Homoxène	Dixène ou homoxène
Transmission	Vectorielle	Contagion	Vectorielle	Contagion	Vectorielle et contagion
Vecteur biologique actif	*Piscicola geometra* ; *Hemiclepsis marginata*	Néant	*Calliobdella vivida*	Néant	*Piscicola salmonitica*
Figures	81 et 86	82	83	84	85

* *Cryptobia borreli* = *Trypanoplasma cyprini*.

L'existence du genre *Trypanoplasma* paraît de moins en moins fondée, car les critères morphologiques, ultrastructuraux et épidémiologiques sur lesquels elle était fondée, ne se sont pas montrés suffisamment sûrs pour envisager son maintien en face des résultats obtenus sur le génome des bodonidés (Doležel *et al.*, 2000). Néanmoins, l'appellation *Trypanoplasma* figure dans les publications depuis une centaine d'années et, assez récemment, Lom et Dyková (1992) décrivaient encore, à partir de poissons dulçaquicoles et marins, respectivement 35 et 4 espèces de trypanoplasmes sanguins, auxquelles devaient être ajoutées 7 espèces intestinales. Selon Woo (2006), tous ces organismes peuvent maintenant être appelés *Cryptobia*.

La plupart des nombreuses espèces, qui ont été décrites sur des bases morphologiques et qu'il faudra valider sur des bases moléculaires, sont apathogènes. Cependant, au moins 5 espèces du genre *Cryptobia* peuvent engendrer des maladies chez les poissons et quelques caractères différentiels en sont présentés (voir Les affections de la sphère branchiale).

Ichthyobodo Pinto, 1928

Le complexe plurispécifique *Ichthyobodo necator* (Henneguy, 1883) Pinto, 1928, anciennement connu sous le nom de *Costia necatrix* (Henneguy, 1883) Leclerq, 1890 et considéré depuis sa découverte par Henneguy en 1883, comme un ectoparasite ubiquiste et cosmopolite

des poissons dulçaquicoles et marins, apparaît maintenant, à la lumière de l'étude du gène de la petite sous-unité de l'ARN ribosomal, comme constitué de plusieurs taxons regroupant un certain nombre de souches du parasite (Todal *et al.*, 2004). La morphologie et l'ultrastructure de ces organismes n'en sont pas moins identiques.

I. necator est une cellule en forme de cuvette aplatie mesurant 10 × 5 µm, qui possède deux flagelles débouchant d'une poche profonde, orientés en position latéro-postérieure, et de nombreux cinétoplastes visibles après coloration de Feulgen. Ce flagellé est un ectoparasite euryxène à développement direct. Il présente des formes libres nageuses, en forme de cuillère, et des formes immobiles fusiformes, implantées par leur rostre dans la peau et l'épithélium branchial de leur hôte (figure 87 et voir Les affections des téguments : dermatoses parasitaires). C'est ce dernier stade qui correspond à la cytophagie parasitaire. La reproduction, principalement asexuée, se fait par division binaire (figure 88). La transmission des parasites s'effectue par contagion et il n'est pas certain qu'ils puissent s'enkyster. L'ichthyobodose est une infection fréquemment létale chez les juvéniles d'espèces marines et dulçaquicoles, et son risque est toujours présent (voir L'altération de l'état général).

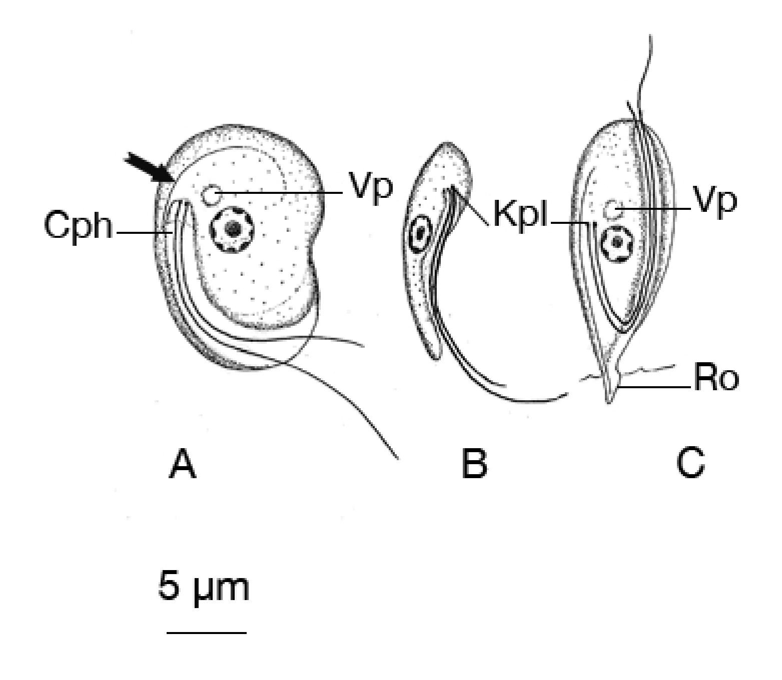


Figure 87. ***Ichthyobodo necator*** **(Prokinetoplastina, Bodonidae).**

Dessins de trophozoïtes : A. forme libre en vue ventrale ; B. en vue latérale ; C. détails morphologiques de la cellule parasitaire. D’après Joyon et Lom, 1969.

Cph, cytopharynx ; Kpl, cinétoplaste ; Ro, rostre ; Vp, vacuole pulsatile ; flèche, poche des flagelles.

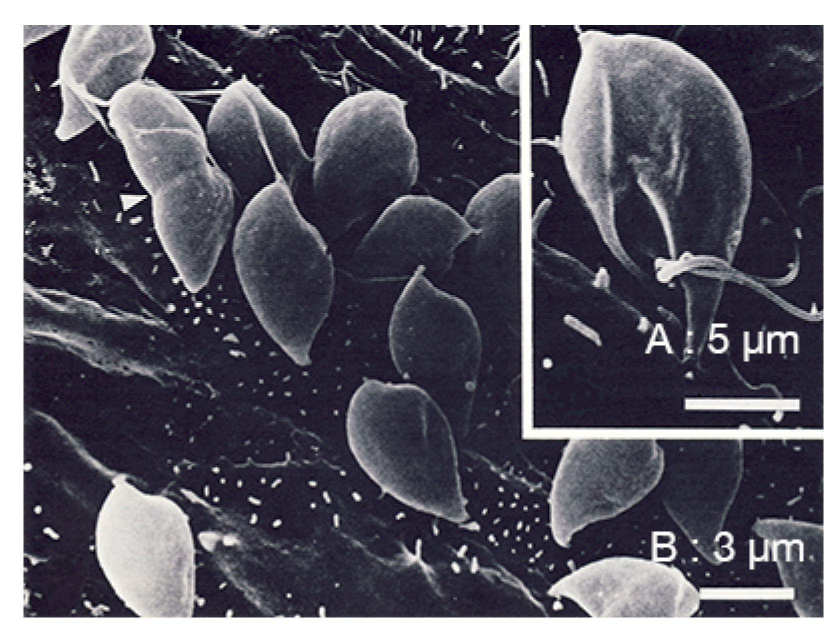


Figure 88. *Ichthyobodo* sp.

Électromicrographie de trophozoïtes en microscopie électronique à balayage : A, parasites implantés sur une nageoire dorsale, l'un des organismes étant en division (pointe de flèche). B, détail d'un ichthyobodo implanté dans l'épithélium d'une nageoire, montrant les 2 flagelles sortant de la poche cytoplasmique (voir fig. 87) (cliché Urawa et Kusakari, 1990). © *Journal of Parasitology*.

La conception originelle de l'ubiquité ichthyoparasitaire de *I. necator* avait tout de même fait « sourciller » certains auteurs (Diamant, 1987 ; Bruno, 1992 ; Urawa *et al.*, 1998), aussi la définition par Todal *et al.* (2004) de 8 « espèces », à partir de souches d' *Ichthyobodo* issues de divers hôtes et/ou origines géographiques, a-t-elle rétabli une situation plus conforme à la vraisemblance biologique. L'existence du complexe *I. necator* a été confirmée par Callahan *et al.*, 2005, qui font apparaître 9 « espèces » de *I. necator*, dégageant les possibilités épidémiologiques suivantes : une certaine espèce de parasite peut infecter plusieurs espèces hôtes ; plusieurs espèces de parasites peuvent infecter la même espèce hôte ; certaines espèces de parasites ne sont spécifiques ni d'hôtes, ni de milieu.

Les métamonadines, Metamonadina Lecointre et Le Guyader, 2006

Syn. Fornicata Simpson, 2003

Les métamonadines sont des excavobiontes dépourvus de mitochondries et d'appareil de Golgi. Ils possèdent 1 cinétide et 1 noyau (formes monozoïques), ou 2 cinétides et 2 noyaux (formes dizoïques), chacun des appareils cinétiques étant étroitement associé au noyau et constituant ainsi un caryomastigonte (figure 89). Chaque cinétide a 2 à 4 cinétosomes et autant de flagelles, la configuration la plus élevée étant 8 flagelles. Chaque caryomastigonte a toujours un flagelle dirigé vers l'arrière, associé à un cytostome ventral. Les 4 cinétosomes sont appariés et l'un d'eux se trouve généralement près d'une cupule formée sur le noyau (figure 89). L'appareil nutritif comporte, soit un sillon, soit un tube cytopharyngé, associé au flagelle postérieur ; ces organismes, hétérotrophes, s'alimentent par endocytose et par diffusion. Les métamonadines sont anaérobies ou microaérophiles. Leur reproduction, asexuée, s'effectue par division binaire longitudinale, la membrane nucléaire étant conservée pendant la mitose. Les métamonadines se subdivisent en **Diplomonadida** et **Retortomonadida**, nomenclatures quasi identiques dans les nouvelles classifications proposées (tableau 1).

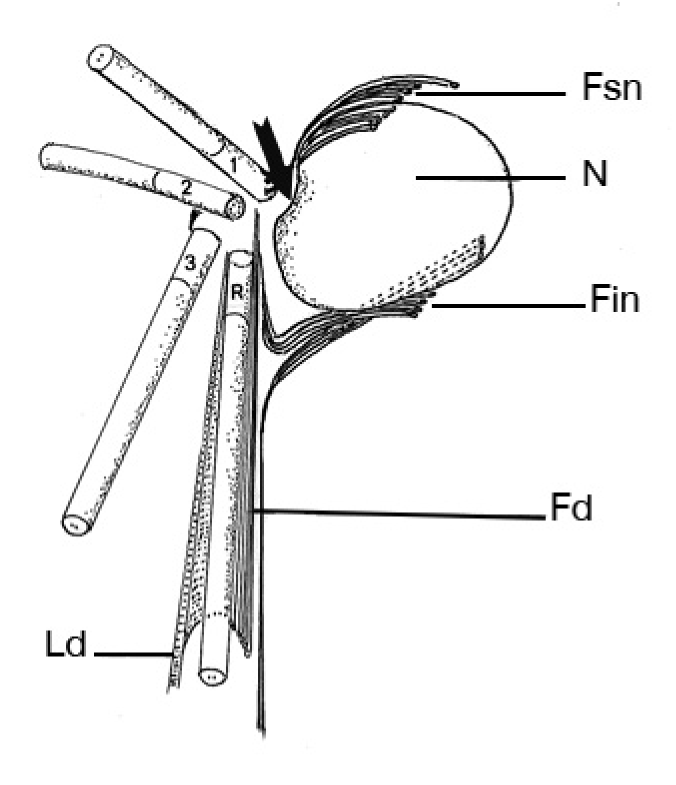


Figure 89. Diagramme schématique d'un caryomastigonte montrant la disposition des 4 corpuscules basaux (cinétosomes) des flagelles arrangés en 2 paires dans une dépression nucléaire en forme de cuvette (flèche) : R, cinétosome du flagelle récurrent ; 1, 2 et 3, cinétosomes des flagelles antérieurs.

D'après Brugerolle, 1991. Noter l'organisation par rapport au noyau (N) du cytosquelette microtubulaire : Fsn, fibres supranucléaires ; Fin, fibres infranucléaires ; Fd, fibres directes ; Ld, lame dense.

Les diplomonadines, Diplomonadida Wenyon, 1926 emend. Brugerolle et al., 1975

Les diplomonadines possèdent 2 caryomastigontes qui leur donnent un aspect semblant résulter de la fusion de deux cellules. Les ichthyoparasites se trouvent dans la famille des **Hexamitidae** Kent, 1980, genre *Spironucleus* Lavier, 1936. Les caractéristiques morphologiques et structurales d'un *Spironucleus* sont les suivantes : corps piriforme, long d'environ 10 µm, présentant un léger aplatissement dorso-ventral ; 2 noyaux sigmoïdes accolés au pôle antérieur ; 8 flagelles (6 flagelles

antérieurs servant à la locomotion et 2 récurrents à rôle trophique qui parcourent les cytopharynx) ; cinétides flagellaires situées entre les noyaux ; cytopharynx traversant l'axe longitudinal de la cellule et débouchant au pôle postérieur, chacun par un cytostome avec le flagelle qu'il héberge (figure 90).

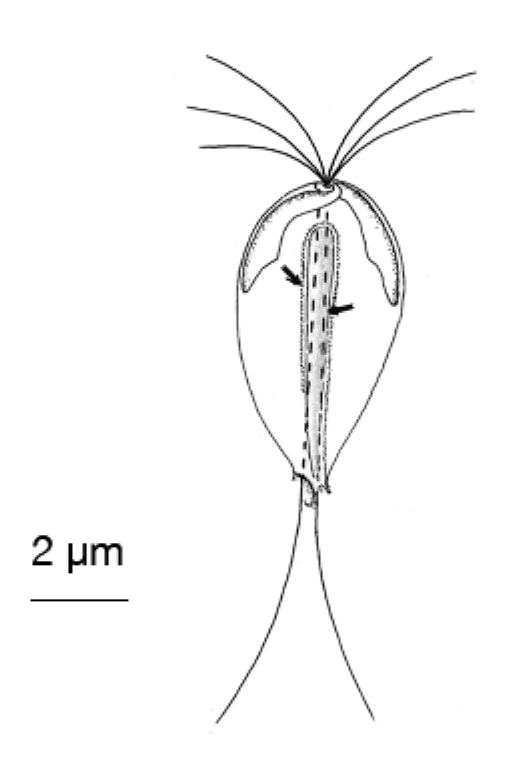


Figure 90. *Spironucleus* sp. (Diplomonadida, Hexamitidae).

Dessin en vue latérale montrant les noyaux spiralés au pôle antérieur de la cellule, les flagelles qui prennent naissance entre eux, les flagelles récurrents qui traversent l'organisme chacun dans un canal débouchant au pôle postérieur et la crête latérale composée (flèches). D'après les photomicrographies de Sterud et Poynton, 2002.

Les données morphologiques issues de la microscopie photonique et les données ultrastructurales issues de la microscopie électronique se sont révélées insuffisantes, pendant des décennies, pour trouver entre les hexamitidés décrits des différences traduisant l'expression du pouvoir pathogène constaté sur le terrain envers les poissons. Aussi, la validité d'un grand nombre d'identifications est-elle à reconsidérer. En revanche, les possibilités récentes d'accès au génome commencent à permettre la diagnose précise de ces parasites en même temps que l'avènement d'une

taxonomie moderne qui n’en est qu’à ses débuts (Williams *et al.*, 2011 ; *Xu et al.*, 2014). Les *Spironucleus* ichthyoparasites sont présentés dans le tableau 11.

Tableau 11. Panorama des *Spironucleus* ichthyoparasites : biotope, aire géographique, hôtes et microhabitat.

Espèces de Spironucleus	**Milieu**	**Aire géographique**	**Espèces de poissons hôtes**	**Microhabitat**
S. barkhanus Sterud, Mo et Poppe, 1997 (1, 2)	Dulçaquicole/marin (sauvage)	Norvège	*Salvelinus alpinus* omble chevalier (1)	Intestin, vésicule biliaire, vessie gazeuse
			Thymallus thymallus ombre commun (2)	
	Dulçaquicole (sauvage)	Russie	*Thymallus arcticus baicalensis* ombre du Baïkal (3)	
S. salmonicida Jørgensen, 2006 (4)	Marin (élevage)	Canada (5)	*Oncorhynchus tshawytscha* saumon chinook (5)	Systémique
		Norvège (6)	*Salmo salar* saumon atlantique (1, 2)	
			S. alpinus omble chevalier (6)	
S. salmonis Poynton *et al.*, 2004 (7), anciennement *Hexamita* Dujardin, 1838 et *Octomitus* Davis, 1926	Dulçaquicole (élevage)	Holarctique (8, 9, 10, 11, 12)	*Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel	Intestin, région pylorique, vésicule biliaire
			Salvelinus fontinalis omble de fontaine	
			S. namaycush cristivomer	
			Salmo trutta truite commune	
	Dulçaquicole	Norvège (13)	*Lota lota* lotte (13)	
			Gadus morhua	

S. torosa Poynton et Morrison, 1990 (12)	Marin (sauvage)	Canada (12) Norvège (14)	*Gadus morhua* morue (12, 14) *Melanogrammus aeglefinus* églefin (12) *Pollachius virens* lieu noir (14)	Intestin (rectum)
	Dulcaquicole/marin		*Leuciscus idus*	

(1) Sterud *et al.*, 1998 ; (2) Sterud *et al.*, 1997 ; (3) Bel'kova *et al.*, 2008 ; (4) Jorgensen et Sterud, 2006 ; (5) Kent *et al.*, 1992 ; (6) Sterud *et al.*, 2003 ; (7) Poynton *et al.*, 2004 ; (8) Lom et Dyková, 1992 ; (9) Hoffman, 1999 ; (10) Fard *et al.*, 2007 ; (11) Moore, 1922 ; (12) Poynton et Morrison, 1990; (13) Sterud, 1998b ; (14) Sterud, 1998a ; (15) Poynton *et al.*, 1995; (16) Sterud et Poynton, 2002 ; (17) Paull et Matthews, 2001.

Il existe au moins 2 clades de *Spironucleus* d'origine aquatique (Jørgensen et Sterud, 2007). Le premier est marin, avec *S. torosa* Poynton and Morrison, 1990 et *S. salmonicida*Jørgensen, 2006. Le second, d'origine dulçaquicole, groupe : *S. barkhanus* Sterud, Mo and Poppe, 1997, isolé de salmonidés ; *S. vortens* Poynton, Fraser, Francis-Floyd, Rutledge, Reed, and Nerad, 1995, isolé de l'ide *Leuciscus idus* ; *S. vortens*, isolé du scalaire *Pterophyllum scalare*, génétiquement différent du précédent ; enfin, *S. salmonis* Poynton *et al.*, 2004, anciennement *Octomitus salmonis* sensu Moore, 1922, Davis, 1926, ou *Hexamita salmonis* sensu Ferguson, 1979, appartient vraisemblablement aussi à ce deuxième clade (tableau 11).

Les héxamitidés sont impliqués dans des infections systémiques associant des signes généraux à des lésions granulomateuses (voir Les affections du système digestif et Les affections du système excréteur), des tuméfactions ou des ulcérations qui peuvent être létales (Meseck *et al.*, 2007 ; Paull et Matthews, 2001). Nombreux sont les salmonidés suceptibles de jouer le rôle de réservoir et de favoriser la dissémination du parasite entre milieu sauvage et élevage (Jørgensen *et al.*, 2011).

Les rétortomonadines, Retortomonadida Grassé, 1952

Les rétortomonadines sont de petites métamonadines dotées de 2 à 4 flagelles dont un, plus court, est toujours orienté vers le pôle postérieur. Ces organismes sont endocommensaux ou parasites, mais rarement pathogènes. Le genre *Chilomastix* Alexeieff, 1910 (figure 91) peut se

rencontrer dans le tube digestif des vertébrés au cours d'examens nécropsiques.

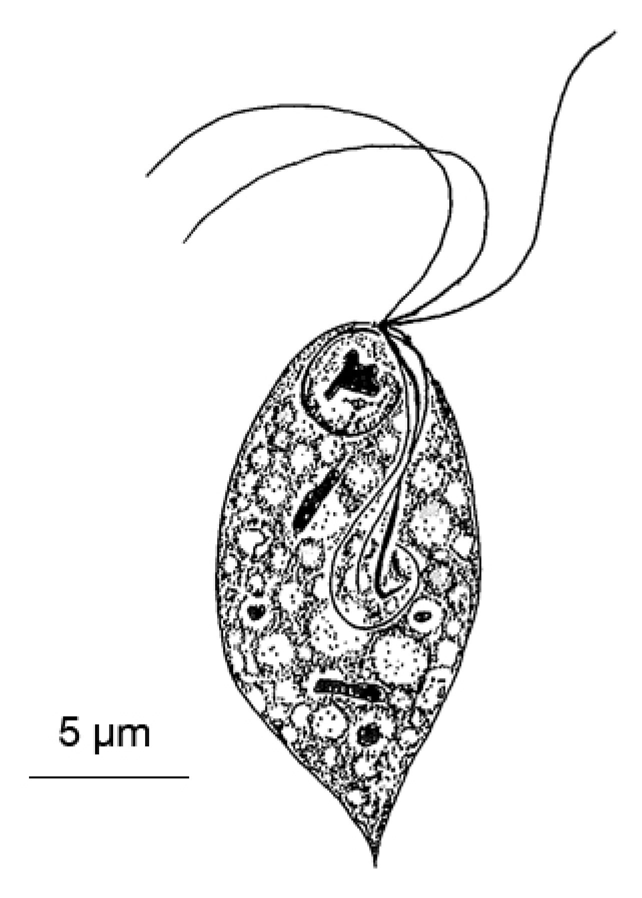


Figure 91. ***Chilomastix motellae (*****Retortomonadida, Retortomonadidae).**

Dessin schématique de rétortomonadine. D'après Lavier, 1936b.

Les opalines, Opalinata Wenyon, 1926

Les opalines forment un groupe homogène de protistes flagellés, parfois de grande taille (jusqu'à 1 mm), nageant lentement au moyen d'un grand nombre de courts flagelles disposés en rangées longitudinales ou en de légères spirales (Lavier, 1936a). De ce fait, les opalines ont l'apparence de ciliés mais, contrairement à ceux des ciliés, les cinétosomes de leurs flagelles ne sont pas reliés par des microtubules. Les opalines possèdent 2 ou plusieurs noyaux. Dénuées de cytostome, elles se nourrissent par pinocytose et se reproduisent généralement par division binaire. Ces organismes sont seulement des endocommensaux du tube digestif, qui se

rencontrent lors des examens nécropsiques. Pour cette raison, il peut être utile de les reconnaître (figure 92).

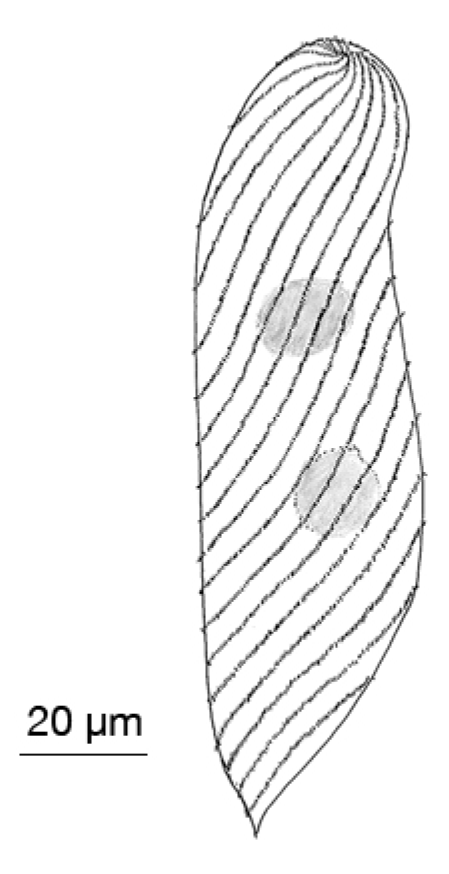


Figure 92. *Protoopalina dubosqui* (Opalinea, Opalinidae).

Dessin schématique d'une opaline. D'après Lavier, 1936a. Noter l'absence d'organites digestifs, les noyaux multiples et la ciliation.

Au plan taxonomique, les opalines figurent classiquement parmi les Sarcomastigophora, phylum qui regroupe les protistes flagellés, mais elles ne possèdent pas les caractères d'excavobiontes communs à la plupart de ces protistes. Aussi Adl *et al.* (2005), de même que Lecointre et Le Guyader (2006), les rangent parmi les **Chromalveolata**/**Chromalvéolés**, super-groupe des **Straménopiles**Patterson, 1989, emend. Adl *et al.* (2005), groupe des **Opalinea** Wenyon, 1926 (tableau 1).

Chapitre 3

Les Métazoaires ichtyoparasites

Les myxozoaires, phylum Myxozoa Grassé, 1970

Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Cnidaria

Caractéristiques communes aux myxozoaires

Les myxozoaires sont des organismes parasites d’invertébrés et de vertébrés ectothermes, caractérisés par des spores pluricellulaires (figure 93), dont les éléments résultent de la différentiation d’une cellule initiale. La spore comporte ainsi de 1 à 7 valves, un plus ou moins grand nombre de sporoplasmes amiboïdes (éléments infectants), et une à plusieurs capsules polaires (jusqu’à 15). Les capsules polaires renferment un filament enroulé dévaginable, le filament polaire, organite d’ancrage lors de l’infection de l’hôte, dont la constitution est très proche de celle des nématocystes des cnidaires. Pour cette raison, les myxozoaires viennent d’intégrer le taxon des cnidaires. D’ailleurs, Jiménez-Guri *et al.* (2007) avaient déjà proposé de les considérer comme tels.

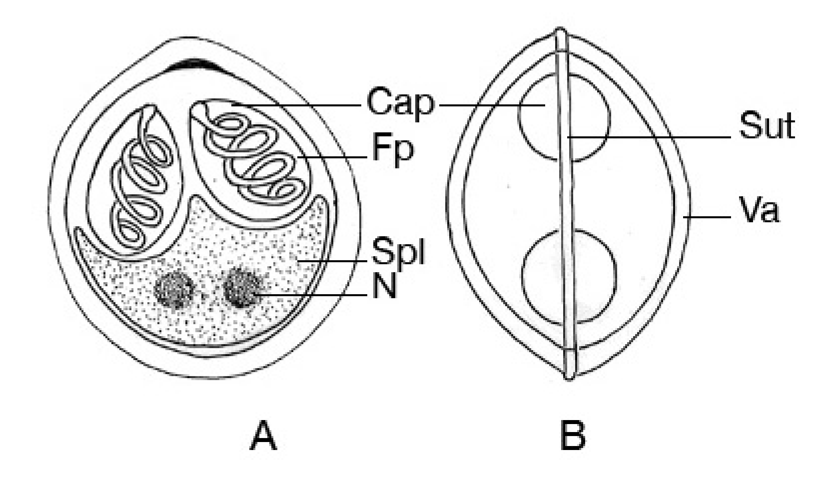


Figure 93. Schéma d'une myxospore.

A. Vue frontale. B. Vue latérale.

Cap, capsule polaire ; Fp, filament polaire ; N, noyau ; Spl, sporoplasme ; Sut, suture ; Va, valve.

Les cellules des myxozoaires n'ont ni flagelles, ni centrioles et leurs mitoses sont fermées. Leurs crêtes mitochondriales sont tubulaires, aplaties ou discoïdes, et leurs jonctions cellulaires sont généralement présentes. Leurs formes végétatives sont réduites à des plasmodes chez la plupart des myxosporidies, ou organisées en éléments vermiformes ou sacculaires chez les malacosporidies.

Il existe plus de 2 160 espèces de myxozoaires (Lom et Dyková, 2006 ; Fiala, 2008), réparties en deux classes, les myxosporidies (**Myxosporea** Bütschli, 1881) et les malacosporidies (**Malacosporea** Canning, Curry, Feist, Longshaw et Okamura, 2000). Chez les myxosporidies, les cellules valvaires se transforment en une paroi valvaire rigide et résistante, tandis que, chez les malacosporidies, elles restent en l'état, ce qui confère à la paroi de la spore une consistance ténue et fragile. En pratique, la morphologie sporale est très diverse, comme il apparaît dans les figures présentées plus loin. Entre elles, les deux classes comportent moins de 50 espèces de pouvoir pathogène avéré pour les poissons (Lom et Dyková, 2006), mais des signes apparents de myxozoose, tels des kystes, peuvent avoir un impact économique significatif en dépréciant les poissons atteints.

Les myxozoaires évoluent selon un cycle biologique alternant un invertébré (annélide oligochète ou polychète chez les myxosporidies, bryozoaire chez les malacosporidies) et un poisson (figure 94). C'est l'infection du poisson qui attira l'attention des éleveurs, des zoologistes et des vétérinaires. Au cours du cycle biologique, les stades sexués de la reproduction prenant place chez l'invertébré, ce dernier est considéré comme l'hôte définitif du parasite, le poisson en étant l'hôte intermédiaire. On peut aussi considérer que le parasite évolue entre deux hôtes alternatifs. Toutefois, la règle du cycle à deux hôtes est contredite par le genre *Enteromyxum*, qui se transmet par contagion. Des progrès restent évidemment à faire sur la biologie des myxozoaires.

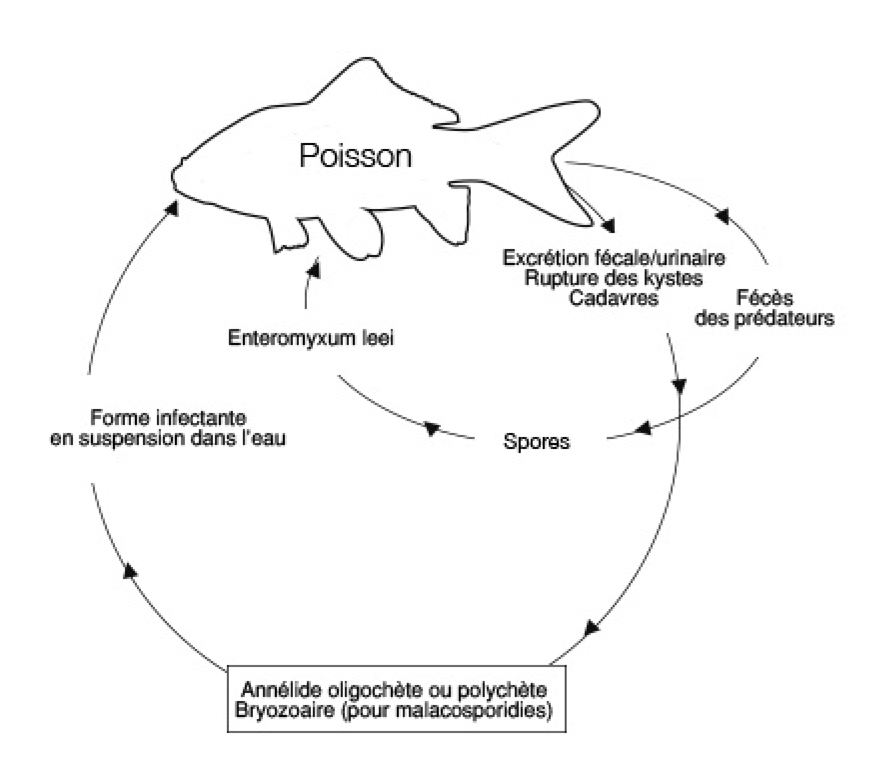


Figure 94. Cycle biologique général des myxozoaires.

La pluricellularité de leurs spores avait conduit Grassé (1970) à classer les myxozoaires parmi les métazoaires. Cette situation, longtemps débattue, est devenue indiscutable avec les informations apportées par la biologie moléculaire (Schlegel *et al.*, 1996 ; Kent *et al.*, 2001).

Les myxosporidies, Myxosporea Bütschli, 1881

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Cnidaria ; Myxozoa

Le phylum des myxozoaires a longtemps comporté deux classes, celle des myxosporidies (**Myxosporea**), parasites de poissons, et celle des actinomyxidies, ou actinosporidies (**Actinosporea** Noble, 1980), parasites des annélides oligochètes et polychètes. Cependant en 1984, Wolf et Markiw ont démontré, avec la myxosporidie *Myxobolus cerebralis*, qu'un des stades du cycle biologique était une spore actinosporidienne (actinospore), bouleversant les certitudes parasitologiques de l'époque. Depuis, l'alternance entre myxospore chez un poisson et actinospore chez un annélide, démontrée dans les cycles de plus de 30 myxosporidies, est devenue un fait acquis. La classe des actinosporidies a ainsi disparu et l'appellation « myxosporidies » recouvre à la fois les stades myxospore et actinospore du cycle biologique de ces parasites. Si les poissons demeurent les hôtes vertébrés essentiels des myxosporidies, certains de ces organismes ont été mis en évidence chez les amphibiens (13 espèces), les reptiles (6 espèces) et, plus récemment, chez des oiseaux et même chez un mammifère, la taupe (Canning et Okamura, 2003 ; Fiala et Bartošová, 2010). Le développement des myxosporidies implique souvent des formations cellulaires emboîtées, fruits de l'endogénie et de l'autogamie.

Particularités du cycle biologique des myxosporidies

Le cycle biologique des myxosporidies est assez fidèlement illustré par l'exemple de *Myxobolus cerebralis*, que nous détaillerons ici (figure 95).

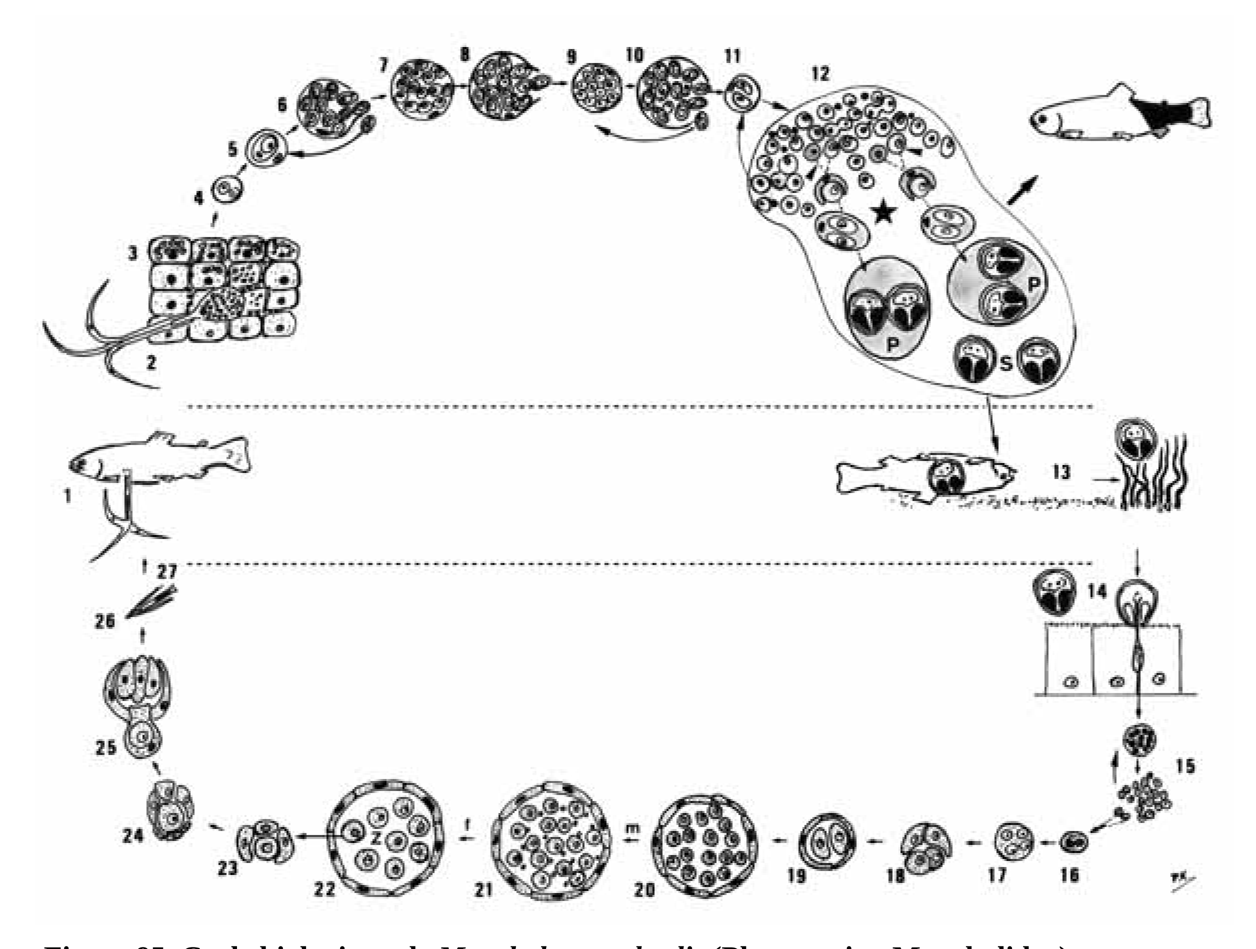


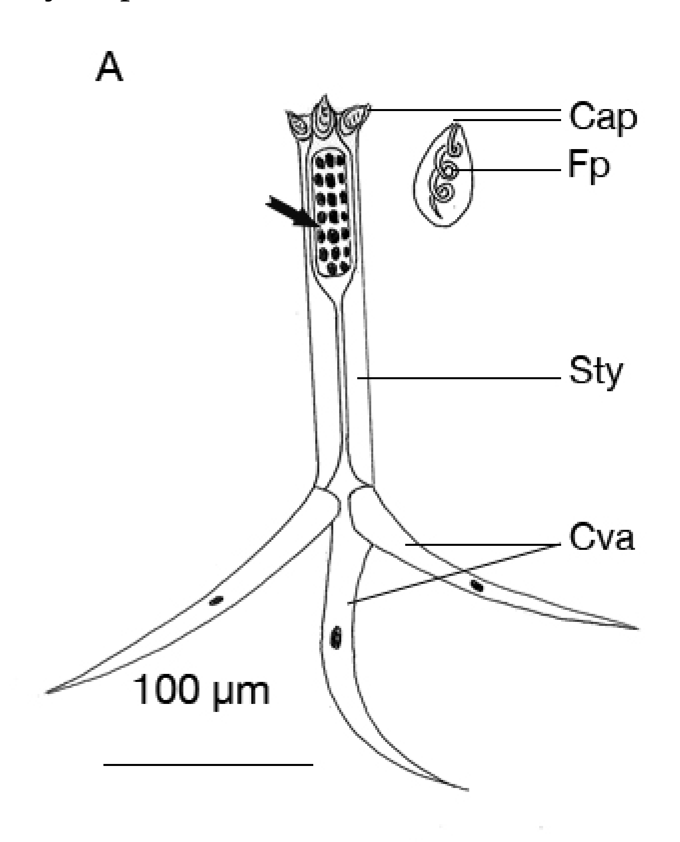
Figure 95. Cycle biologique de *Myxobolus cerebralis* (Platysporina,Myxobolidae).

Modèle du cycle des myxosporidies. Chez l'hôte salmonidé, 2-11, phase extrasporogonique ; 12 (autogamie et suite), phase sporogonique. Chez *Tubifex tubifex*, 15, mérogonie ; 16-22, gamétogonie ; 23-26, sporogonie.

1, ancrage d'un triactinomyxon, TAM (figure 96) émis par *T. tubifex*, sur l'épiderme d'un salmonidé. 2, migration du sporoplasme dans les espaces intercellulaires et libération des germes amiboïdes. 3-6, nombreuses divisions mérogoniques intercellulaires et intracellulaires par mitoses, puis par endogénie. 7-10, poursuite des cycles mérogoniques répétés au cours du cheminement parasitaire, *via* le derme et les nerfs jusqu'aux cartilages. 11, forme parasitaire atteignant les cartilages, à l'origine d'un trophozoïte plasmodial (étoile). 12, autogamie parmi les cellules du plasmode (pointes de flèches) aboutissant à la formation des pansporoblastes (P) dans lesquels s'édifient les myxospores (S) issues de la cellule sporogonique. 13, passage des myxospores dans l'environnement à partir des débris du cadavre du poisson, suivi de leur ingestion par *T. tubifex*. 14, ancrage des spores sur les entérocytes et introduction de leurs sporoplasmes dans les espaces interentérocytaires, sites où s'effectueront successivement la mérogonie, la gamétogonie et la sporogonie. 15, cycles répétés de divisions mérogoniques. 16, union de 2 cellules issues de la mérogonie. 17, divisions binaires. 18, individualisation de 4 cellules dont 2 englobent les 2 autres. 19, constitution d'une entité tétracellulaire, le pansporocyste renfermant 2 cellules mères des gamétocytes. 20, divisions binaires conduisant à un pansporocyste à 16 gamétocytes et suivies d'une méiose (m). 21, pansporocyste à 16 gamètes et fusion des gamètes (f). 22, stade à 8 zygotes (Z). 23, entité tétracellulaire issue des divisions d'un zygote avec englobement d'une cellule, le

futur sporoplasme. 24, entité hépatocellulaire formée par division des cellules englobantes. 25, différenciation des 3 cellules de valve, des 3 cellules de capsule et du sporoplasme à l'origine de l'actinospore. 26, acquisition de la morphologie de TAM dont le sporoplasme plasmodial forme 64 germes amiboïdes, mais dont les projections postérieures demeurent repliées. 27, passage du TAM dans la lumière intestinale du tubifex, puis dans l'environnement où ses projections se déploient. Un autre cycle peut commencer.

Quand l'actinospore (figure 96), émise par un annélide, arrive en relation avec un poisson, ses capsules polaires déchargent, au contact des épithéliocytes, les filaments polaires qui l'ancrent sur l'hôte. Les valves s'ouvrent et le(s) sporoplasme(s) s'introduisent dans les épithéliocytes et/ou les espaces interépithéliocytaires. Une succession de cycles de divisions cellulaires impliquant l'endogénie amplifie le nombre des parasites et constitue la phase pré-sporogonique (qui correpond à une mérogonie). Cette phase se déroule pendant que les formes parasitaires migrent vers leurs tissus cibles. Quand ces derniers sont atteints, la phase sporogonique du cycle débute. Les trophozoïtes revêtent la forme de plasmodes ou de pseudoplasmodes, ces formes étant soit histozoïques, soit cœlozoïques. Les plasmodes histozoïques sont à l'origine des kystes que l'on rencontre dans de nombreuses myxosporidioses.



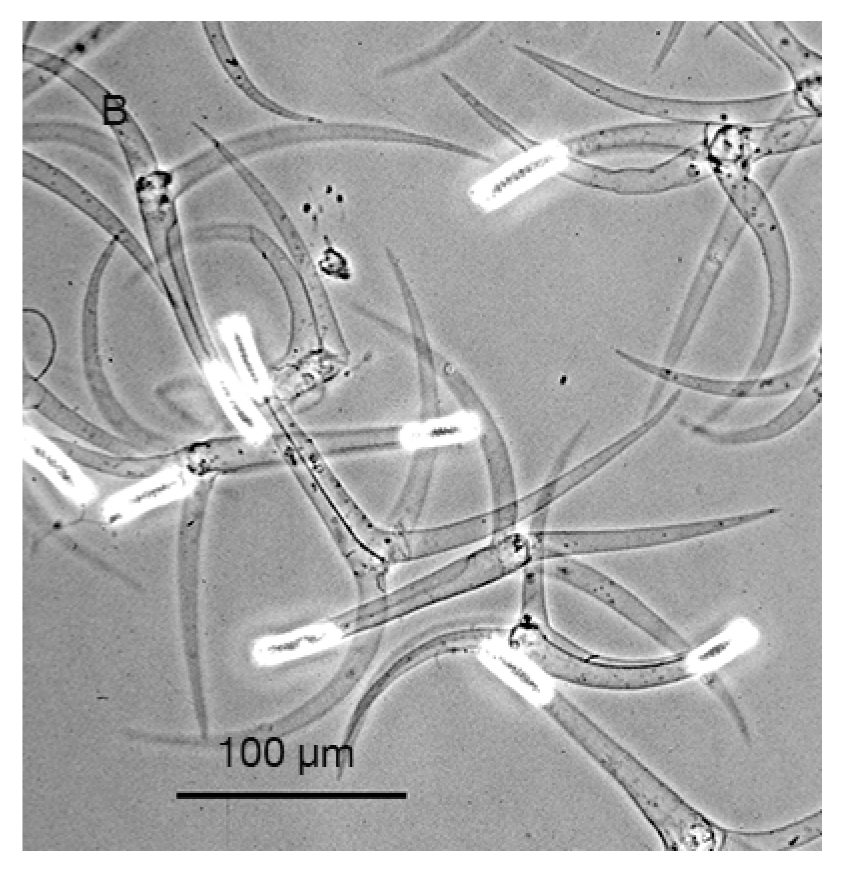


Figure 96. Actinospore de myxosporidie.

A. Représentation schématique du triactinomyxon de *Myxobolus cerebralis* montrant la symétrie ternaire et les constituants : 3 cellules de valve (Cva) dont la fusion forme un style (Sty), 3 capsules polaires (Cap) et leur filament (Fp) et le sporoplasme ou cellule multinucléée contenant les éléments germinaux (flèche). D'après Lom *et al.*, 1997. B. Photomicrographie de triactinomyxons de *Myxobolus cerebralis* fraîchement émis par des tubifex.

Les plasmodes, d'une taille dépassant souvent 100 µm, renferment de nombreux noyaux, ainsi que des cellules formées par endogénie. Les myxospores y sont formées selon 2 processus : d'une part, la division de cellules isolées et la différentiation des cellules filles en éléments constitutifs d'une ou deux spores et, de l'autre, les pansporoblastes ; ces derniers résultent de l'autogamie au sein du plasmode, consistant en l'association de 2 cellules, qui donne une cellule génératrice entourant une cellule sporogonique, phénomène typique des myxozoaires, signant le début de la sporogonie. Par divisions successives, la cellule sporogonique produit les cellules qui formeront les constituants de la myxospore : les cellules donnant les capsules polaires, les cellules donnant les valves et 2 cellules qui pourront fusionner pour former un sporoplasme binucléé. La myxospore (figure 93) se forme et mûrit dans les tissus de l'hôte. Les plasmodes

produisent en genéral de nombreuses spores. Le pseudoplasmode, assez petit, contient un noyau et les éléments cellulaires pour former une ou deux myxospores.

Les myxospores passent dans l'environnement aquatique selon diverses modalités : émission par l'urine ou dans les fèces ; ouverture des kystes tégumentaires et branchiaux ; mort de l'hôte et décomposition du cadavre ; rejet dans les fèces d'un prédateur ichthyophage. Elles sont alors disponibles pour les invertébrés.

Une fois la myxospore ingérée par l'hôte invertébré, les capsules polaires émettent leurs filaments qui l'ancrent sur les entérocytes. Les valves s'écartent, le sporoplasme quitte la spore et rejoint les espaces intercellulaires où il commence sa multiplication au cours de plusieurs cycles de mérogonie. De nombreuses cellules mononucléées se forment ainsi, dont certaines évoluent en cellules tétranucléées, puis en éléments cytologiques tétracellulaires constitués de 2 cellules entourant les 2 autres, les cellules sporogoniques, les cellules enveloppantes effectuant de nouvelles divisions. Il en résulte un pansporocyste au sein duquel les 2 cellules sporogoniques produisent entre elles 8 paires de gamétocytes qui, après méiose, donnent naissance à 8 paires de gamètes (gamètes α et β) dont la fusion aboutit à 8 zygotes. Le développement de chacun des zygotes aboutit à la formation d'une actinospore, soit 8 actinospores par pansporocyste. Pour cela, chaque zygote se divise en 4 cellules sporoblastiques dont 3 entourent la quatrième et une nouvelle division des cellules périphériques conduit à un stade pré-sporal à 7 cellules. Ce stade évolue ensuite vers la formation d'une actinospore de symétrie ternaire : 3 cellules se différencient en capsules polaires, 3 se différencient en valves et la dernière subit des mitoses et forme un sporoplasme d'allure plasmodiale contenant de nombreux noyaux et de nombreuses petites cellules amiboïdes, dénommées « germes infectants ». L'actinospore est ainsi composée d'un corps sporal antérieur et de projections postérieures divergentes. Le corps sporal comporte 3 capsules polaires, 3 valves ne recouvrant pas complètement les apex des capsules polaires et le sporoplasme plasmodial et ses germes infectants. En arrière du corps sporal, figurent 3 projections qui, d'abord aplaties, se gonflent d'eau lorsque l'actinospore passe de la lumière du tube digestif dans le milieu aquatique.

Chez certaines myxosporidies, avant de diverger, les projections peuvent fusionner et former ainsi un style. La rencontre, aléatoire, de l'actinospore et d'un poisson enclenche un nouveau cycle.

Les actinospores déploient une grande diversité morphologique organisée autour de 17 principaux types (Lom et Dyková, 2006) et la manière de les décrire est donnée par les auteurs précédents ainsi que par Lom *et al.* (1997) et Longshaw *et al.* (2005). De plus, il faut savoir qu'un même genre de myxosporidie peut présenter, selon l'espèce des actinospores, des types différents.

Dans le cas précis de *Myxobolus cerebralis*, l'actinospore est un triactinomyxon émis par l'annélide oligochète *Tubifex tubifex* (figure 96). Après ancrage de l'actinospore sur l'épiderme du salmonidé, les germes amiboïdes s'introduisent dans les épithéliocytes et leurs espaces intercellulaires dans lesquels ils accomplissent de nombreux cycles de divisions mérogoniques. Cette multiplication parasitaire se poursuit dans le derme, puis le long des nerfs, atteignant finalement les cartilages, et constitue la phase pré-sporogonique du cycle. La phase sporogonique débute alors. Les cellules parasitaires se multiplient dans les cartilages qu'elles détruisent, et donnent naissance à des trophozoïtes plasmodiaux au sein desquels s'individualisent les pansporoblastes qui produiront les myxospores (voir Myxosporidies). Après la mort du salmonidé hôte, les myxospores passent dans l'environnement aquatique et certaines y sont ingérées par des tubifex. Chez ces derniers, elles s'ancrent sur les entérocytes du ver et le sporoplasme rejoint les espaces intracellulaires. Dans ce site, se déroulent successivement la mérogonie, la gamétogamie et la sporogonie. La gamétogamie, par l'intermédiaire du pansporocyste, aboutit à la formation de gamètes haploïdes (cellules α et β) qui fusionnent en zygotes (8 par pansporocyste), ce qui constitue la phase sexuée du cycle. Chaque zygote, par divisions binaires et un englobement de cellules, constitue un élément heptacellulaire, la future actinospore. Une des cellules, la cellule sporoblastique, englobe les 64 germes amiboïdes qu'elle a produits par divisions. L'ensemble prend la forme d'un triactinomyxon qui est émis, avec les fèces du ver, dans le milieu extérieur où ses projections postérieures se déploient. Un nouveau cycle peut alors commencer.

Les myxosporidies ichthyoparasites

Les myxosporidies comprennent deux ordres, les Bivalvulida et les Multivalvulida, qui comptent au total plus 17 familles et plus de 60 genres recensés. Le tableau 12 présente 52 genres de myxosporidies ichthyoparasites au sein de 11 familles. Ce choix résulte de l'importance pathologique qu'ont les taxons parasitaires retenus et de la probabilité de leur rencontre dans les activités diagnostiques.

Tableau 12. Panorama des myxosporidies ichthyoparasites, de leurs biotopes, aires géographiques, hôtes et microhabitats. D'après Lom et Dyková, 2006 ; Fiala et Bartošová, 2010.

Ordre	Sous-ordre	Famille	*Genre*	(1)	(2)	Milieu géograp du genr
Bivalvulida	Sphaeromyxina	Sphaeromyxidae	*Sphaeromyxa*			Marin : Atlantiq nord et connexe Méditer et mers connexe Pacifiqu Nord et connexe
	Variisporina	Myxiidae*	*Myxidium**			Tous mi mondial
			*Enteromyxum**	3	3	Marin : Atlantiq mers connexe Méditer et mers connexe Pacifiqu

						et mers connexe
			*Zschokkella**	76	1	Tous mi paléarct (Japon), Atlantiq nord et connexe
			Coccomyxa	14		Marin : Atlantiq nord et connexe Méditer et mers connexe
						Marin :

(1) nombre d’espèces décrites chez les poissons ; (2) nombre d’espèces reconnues ichthyopathogènes dans Lom et Dyková, 2006 ; * développé dans le texte. [a] genre *Leptotheca* récemment démembré et ses espèces reclassées dans quatre autres genres (Guinter et Adlas, 2010).

Les bivalvulides, Bivalvulida Shulman, 1959

Dans cet ordre, les spores, formées de deux valves se joignant sur une ligne de suture, contiennent, en général, deux capsules polaires, ou plus rarement quatre, voire une seule.

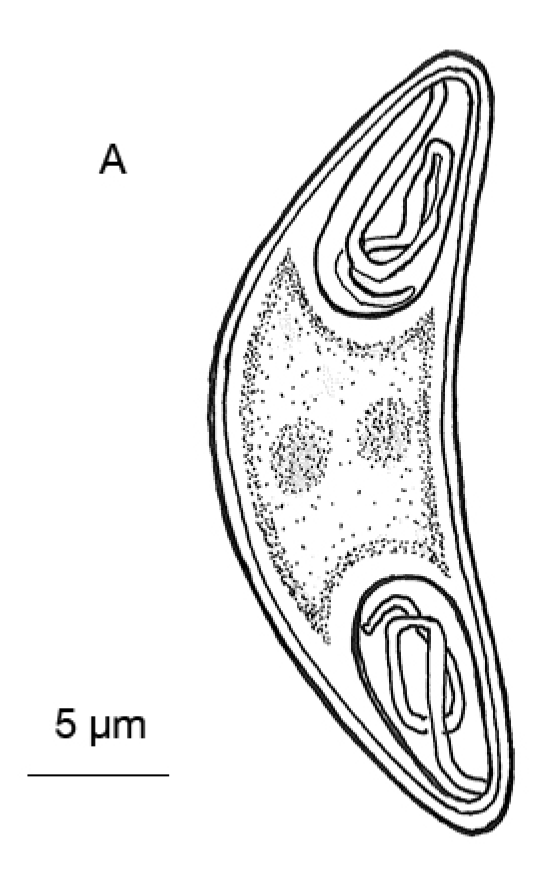
Les sphéromyxines, Sphaeromyxina Lom et Noble, 1984

À la différence de celles des autres myxosporidies dont le filament polaire s’amenuise de la base à l’extrémité, les spores de ce groupe possèdent un filament court et replié sur lui-même, plutôt qu’enroulé dans la capsule polaire. Ces organismes sont des parasites cœlozoïques des poissons marins.

Les sphéromyxidés, Sphaeromyxidae Lom et Noble, 1984

Les sphéromyxidés (près de 40 espèces) ont des spores allongées, parfois incurvées, aux extrémités tronconiques et aux valves lisses ou denticulées. La spore contient un sporoplasme binucléé, ainsi que des capsules polaires situées aux extrémités opposées et qui s’ouvrent au niveau de la ligne de

suture bissectrice joignant les extrémités. Les sphéromyxidés ont un seul genre, *Sphaeromyxa* Thélohan, 1892 (figure 97) dont de grands plasmodes peuvent s'observer dans la vésicule biliaire.



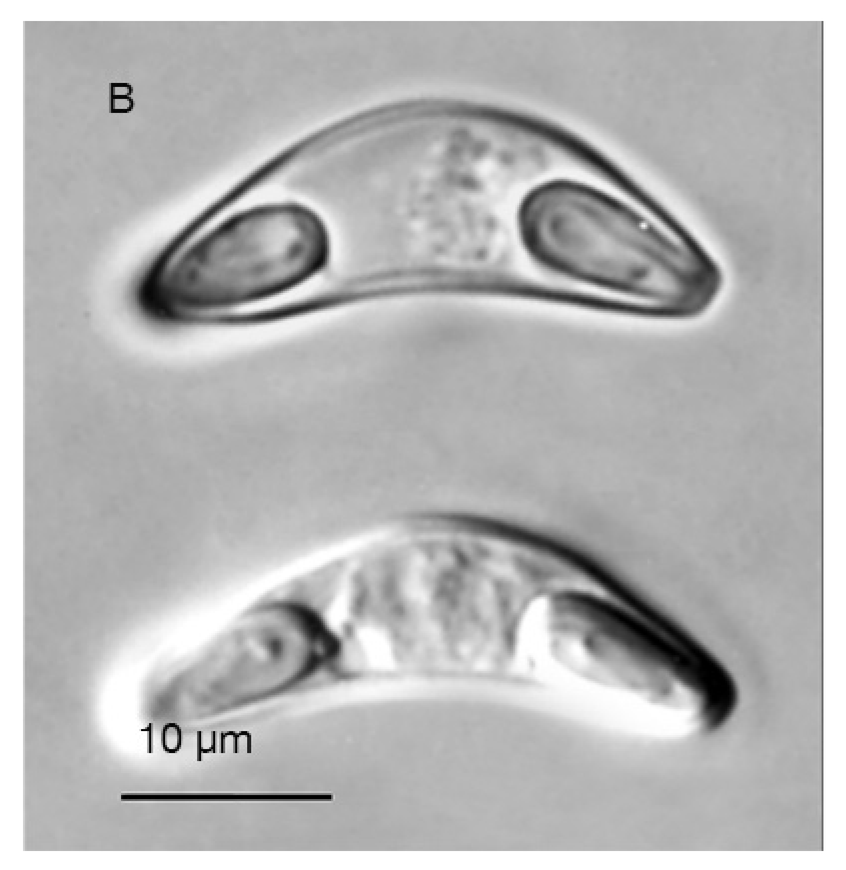


Figure 97. ***Sphaeromyxa noblei*** **(Sphaeromyxina, Sphaeromyxidae).**

A. Représentation schématique. D'après Lom et Dyková, 1992. B. Photomicrographie I. Dyková.

Les variisporines, Variisporina Lom et Noble, 1984

Les spores de ce groupe contiennent en général 2 capsules polaires, mais parfois 1 ou 4, occupant des positions variables. Quand les capsules sont groupées à un pôle, elles ne se trouvent pas dans le plan de suture, mais occupent un plan qui lui est perpendiculaire. Ces organismes sont des parasites cœlozoïques, principalement, de poissons marins.

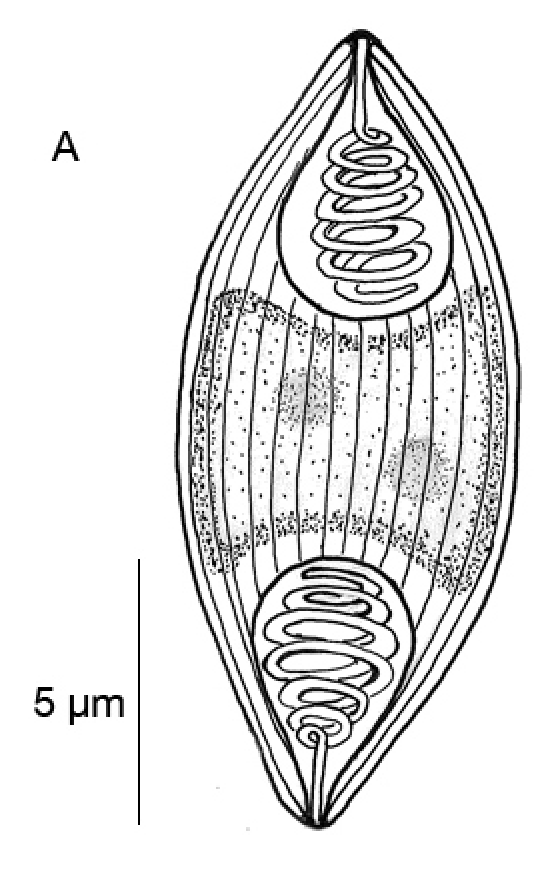
Les myxidiidés, Myxidiidae Thélohan, 1892

Les myxidiidés ont des spores fusiformes ou sigmoïdes, voire en croissant ou, parfois encore, presque semi-circulaires en vue frontale. Les valves sont lisses ou crêtées. La spore contient un sporoplasme binucléé et 2 capsules polaires situées aux extrémités opposées, ces capsules ayant un foramen terminal ou légèrement latéral. La ligne de suture longitudinale est droite,

incurvée ou sigmoïde. Les myxidiidés sont surtout des parasites cœlozoïques.

***Myxidium* Bütschli, 1882**

La spore, généralement fusiforme, peut être droite, incurvée ou légèrement sigmoïde, ou encore en croissant, partagée par une ligne de suture bissectrice (figure 98). La spore contient 2 capsules polaires dont les foramens débouchent sur le plan de suture ou tout près, à chaque extrémité et en direction opposée. Les trophozoïtes, mono- à plurisporaux, ces derniers avec formation de pansporoblastes, sont généralement cœlozoïques, mais, parfois aussi, histozoïques, et des stades intracellulaires ont été observés. Les myxidiums affectent le système urinaire, la vésicule et les voies biliaires des poissons dulçaquicoles et marins. Ils peuvent aussi prendre une forme histozoïque dans les branchies, l'interstitium rénal, la peau et la paroi du tube digestif.



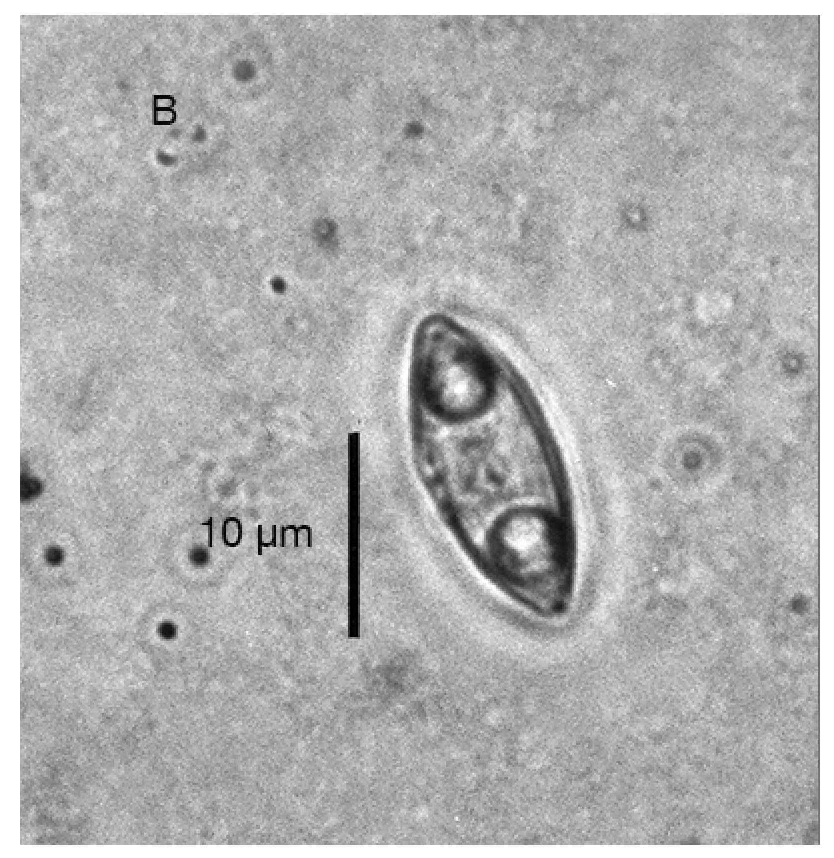


Figure 98. ***Myxidium*** **sp. (Variisporina, Myxiidae).**

A. D’après Lom et Dyková, 1992. B. Photomicrographie. J. Lom.

Zschokkella Auerbach, 1910

Les zschokkellas, bien qu’ayant des spores apparaissant incurvées en vue latérale avec des extrémités assez arrondies et des capsules polaires plutôt sphériques débouchant près de la partie terminale (figure 99), ne se distinguent pas toujours aisément de celles de *Myxidium*. La spore a un sporoplasme binucléé et provient de trophozoïtes bi- ou polysporaux avec formation de pansporoblastes. Les zschokkellas infestent la vésicule et les voies biliaires avec atteinte du parenchyme hépatique de poissons dulçaquicoles et marins.

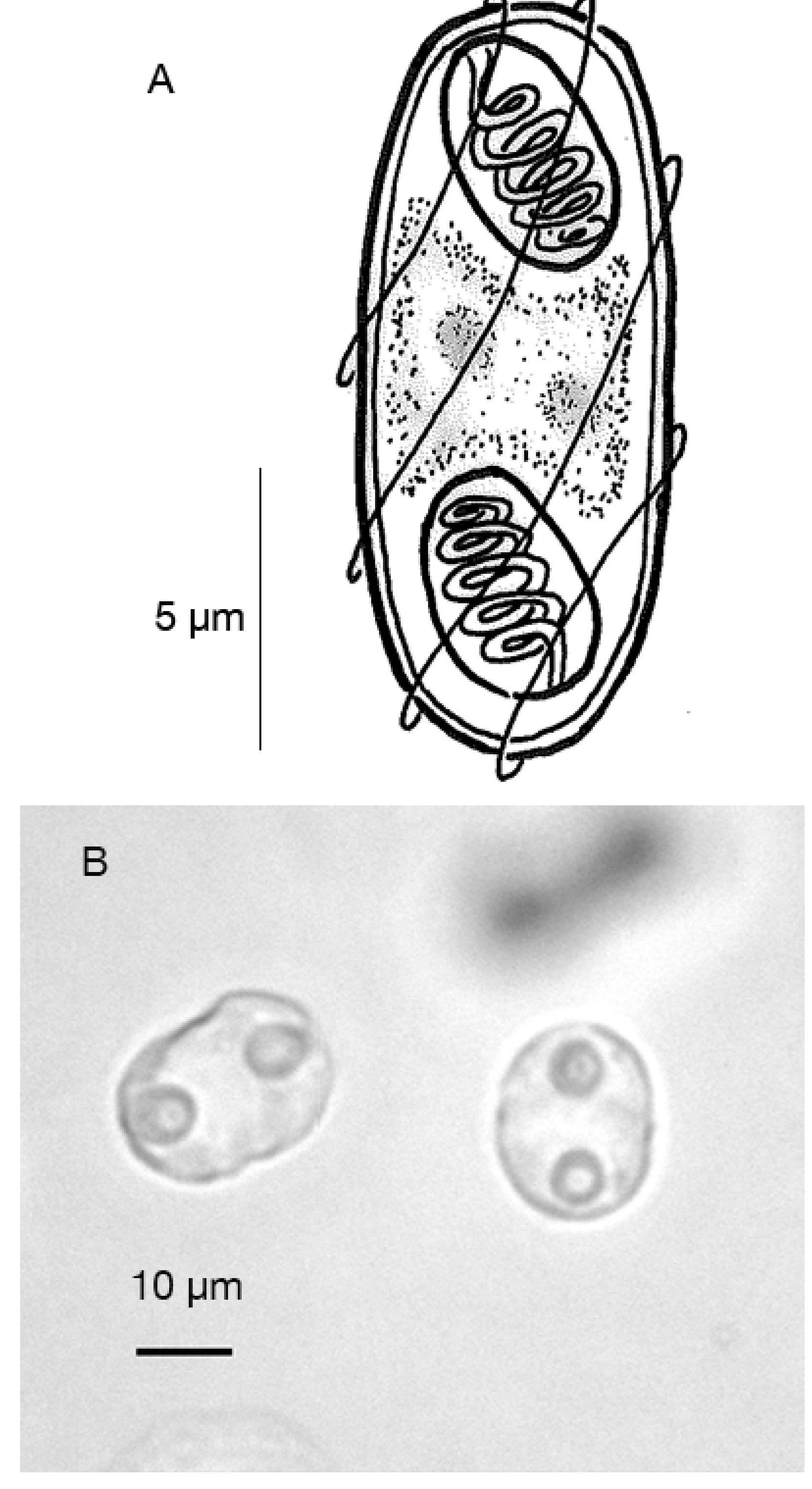


Figure 99. ***Zschokkella costata*** **(Variisporina, Myxiidae).**

A. Représentation schématique. B. D'après Lom et Dyková, 1992.

***Enteromyxum* Palenzuela, Redondo, Alvarez-Pellitero, 2002**

Il existe au moins deux espèces d'*Enteromyxum* : *E. leei* Diamant, Lom et Dyková, 1994 (antérieurement *Myxidium leei*Diamant, Lom et Dyková, 1994) et *E. scophthalmi* Palenzuela *et al.*, 2002 ; ce sont des organismes pathogènes de premier plan dans les élevages marins, dont ceux de bars *Dicentrarchus labrax*, daurades *Sparus aurata* et turbots *Scophthalmus maximus* (figure 100). Ils affectent principalement la paroi intestinale (voir Les affections du système digestif), mais peuvent envahir tout l'organisme (Palenzuela *et al.*, 2002). Du point de vue de sa transmission, le genre *Enteromyxum* constitue une exception : elle s'effectue au moins par contagion et on ne lui connaît pas d'autres hôtes que le poisson.

A

5 µm



Figure 100. ***Enteromyxum leei*** **(Variisporina, Myxiidae).**

A. D'après Diamant *et al.,* 1994. B. Photomicrographie A. Marquès et C. Sauvegrain.

Les ortholinéïdés, Ortholineidae Lom et Noble, 1984

Les spores, à symétrie bilatérale par rapport à la ligne de suture, sont sphériques ou irrégulièrement ellipsoïdes. Les capsules polaires, bien écartées l'une de l'autre dans le plan de suture, ont leurs pôles bien divergents. Le sporoplasme est binucléé. Les trophozoïtes sont cœlozoïques chez des poissons marins et dulçaquicoles.

Triangula **Chen et Hsieh, 1994**

La spore a les caractéristiques suivantes : contour triangulaire, arrondi aux angles en vue frontale (figure 101) ; léger aplatissement parallèle à la suture ; capsules polaires subsphériques ; présence d'une vacuole iodophile ; développement dans un plasmode histozoïque polysporal. Une espèce, *T. percae* Langdon, 1987, affecte le système nerveux de la perche *Perca fluviatilis* en Australie, engendrant des déformations corporelles, et une autre, *T. yankiangensis* Chen et Hsieh, 1994, atteint la peau et les branchies de *Rhinogobius giurinus* et *Rhodeus lighti*, en Chine.

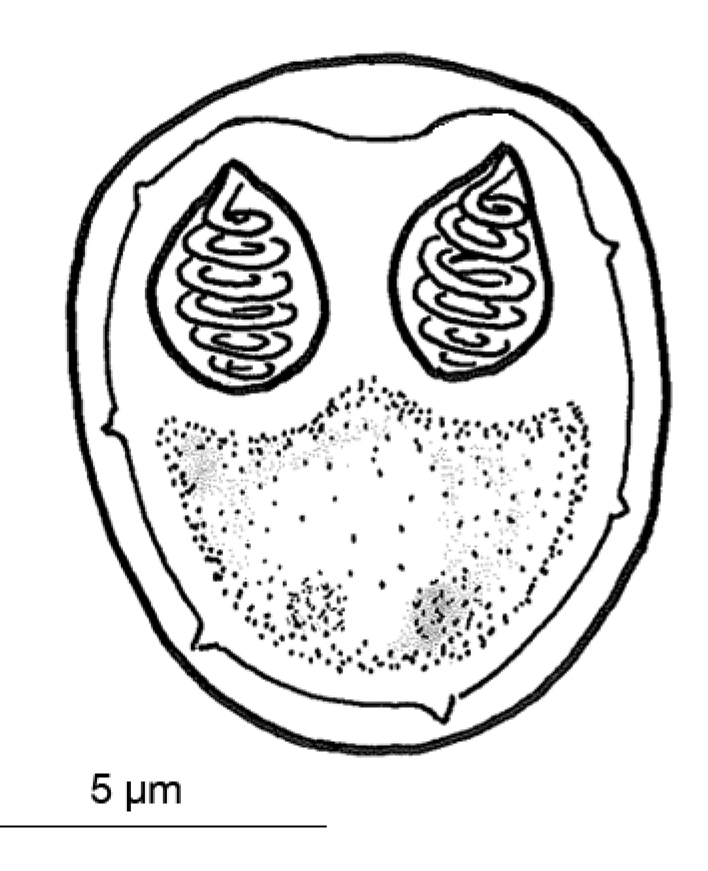


Figure 101. ***Triangula percae*** **(Variisporina, Ortholineidae).**

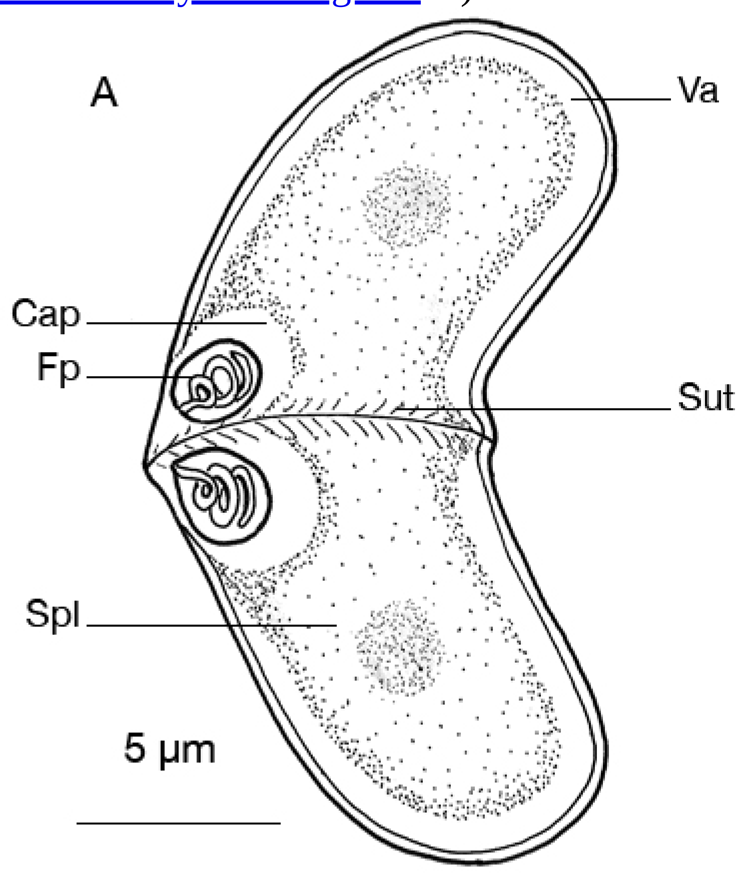
D’après Lom et Dyková, 1992.

Les cératomyxidés, Ceratomyxidae Doflein, 1899

Les cératomyxidés ont des spores aux valves allongées ou déviées sur un plan perpendiculaire à la ligne de suture, sur la majeure partie de leur longueur et, parfois, la paroi des valves est asymétrique. La spore renferme un sporoplasme binucléé et des capsules polaires sphériques ou subsphériques, situées près de la ligne de suture, dans un plan perpendiculaire. Les trophozoïtes, surtout disporaux, mais parfois mono- ou polysporaux, parasitent les poissons marins et les salmonidés en eau douce.

Ceratomyxa Thélohan, 1892

Ce genre possède une spore allongée, arquée ou en croissant, pourvue de valves souvent coniques, dont la longueur excède celle du diamètre sporal, et contient parfois 2 sporoplasmes mononucléés. Schématiquement, la spore se présente comme deux sacs qui se joignent sur ce qui forme la ligne de suture. Les capsules polaires, parfois de tailles inégales, ont leur foramen qui débouche au pôle antérieur de la spore, près de la ligne de suture (figure 102). Les trophozoïtes, généralement disporaux, sont cœlozoïques chez les poissons marins et rarement histozoïques. Le genre attire l'attention en raison du pouvoir pathogène de *C. shasta* pour les salmonidés de certains cours d'eau des états de la côte ouest du continent nord-américain (voir Les affections de la cavité péritonéale et du mésentère et Les affections du système digestif).



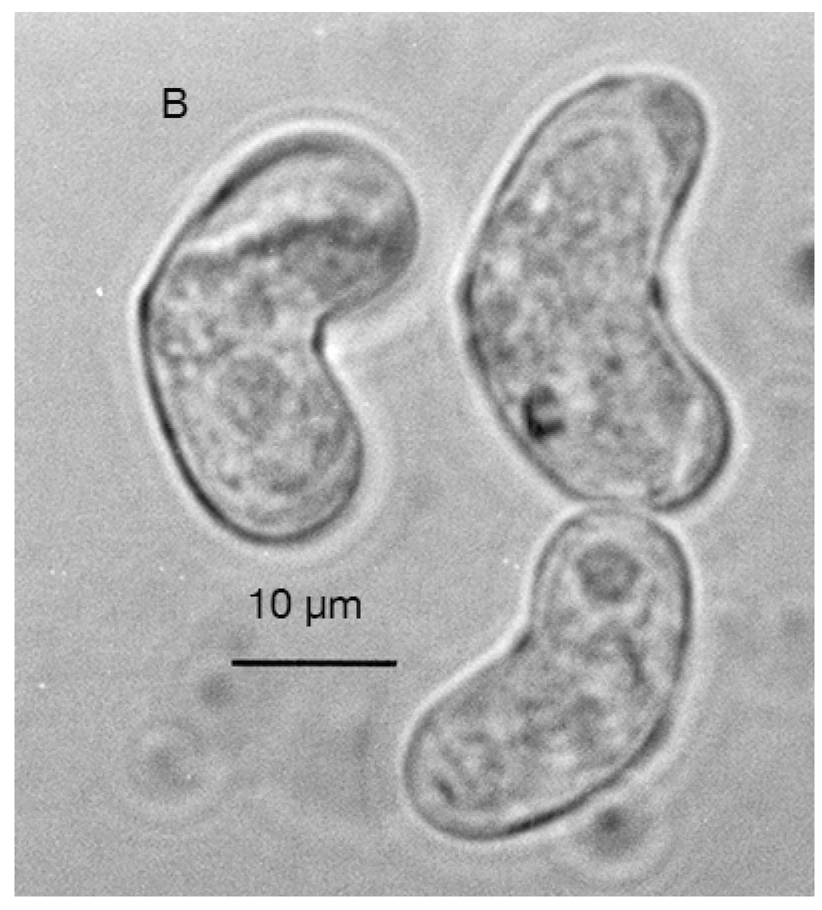


Figure 102. ***Ceratomyxa shasta*** **(Variisporina, Ceratomyxidae).**

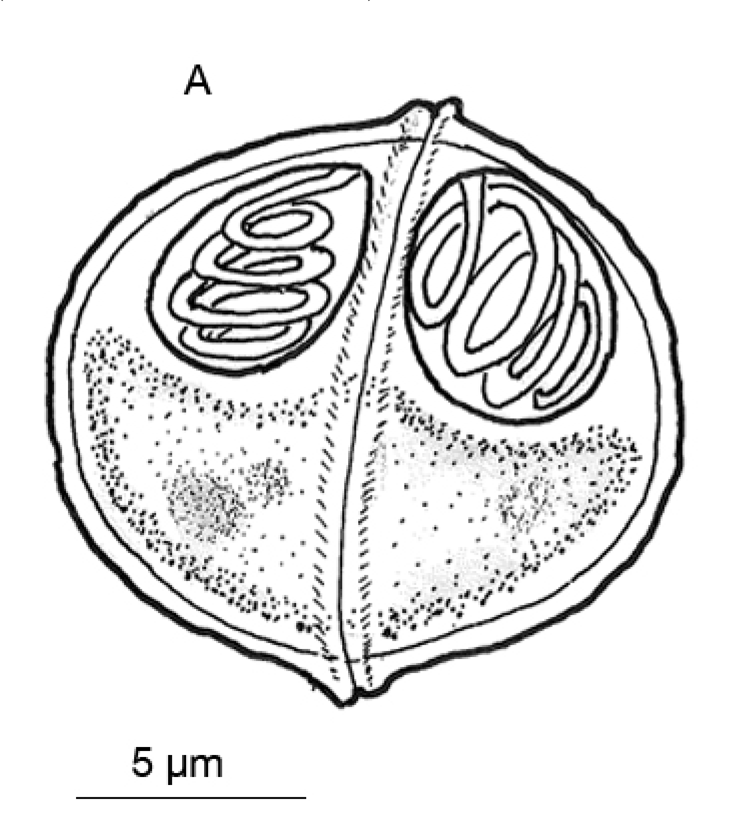
A. D'après Lom et Dyková, 1992. B. Photomicrographie.

Les sphérosporidés, Sphaerosporidae Davis, 1917

Les spores de cette famille sont sphériques à subpyramidales avec un pôle antérieur acuminé ou allongé et souvent munies d'appendices postérieurs. Les deux capsules polaires, situées dans un plan perpendiculaire à la suture, s'ouvrent au pôle antérieur. Les trophozoïtes mono- ou disporaux sont surtout cœlozoïques chez les poissons marins et dulçaquicoles. Trois genres, *Sphaerospora*, *Hoferellus* et *Myxobilatus* sont présentés.

Sphaerospora Thélohan, 1892

Le genre présente des spores sphériques ou subsphériques, d'un diamètre peu différent de celui de la ligne de suture et pourvues d'une paroi valvaire lisse ou à crête, souvent garnie de protubérances ou de bosses latérales (figure 103). La suture est souvent en relief. La spore contient 2 capsules polaires subsphériques ou piriformes et 2 sporoplasmes mononucléés. Les trophozoïtes mono- ou disporaux, surtout cœlozoïques, se trouvent dans l'appareil urinaire des poissons dulçaquicoles et marins (voir Les affections du système digestif et Les affections du système excréteur), mais des stades de développement pré-sporogonique se rencontrent souvent en situation intracellulaire dans divers tissus du poisson, voire dont le sang circulant de certains cyprinidés (voir Les affections du système circulatoire) (Baska et Molnar, 1988).



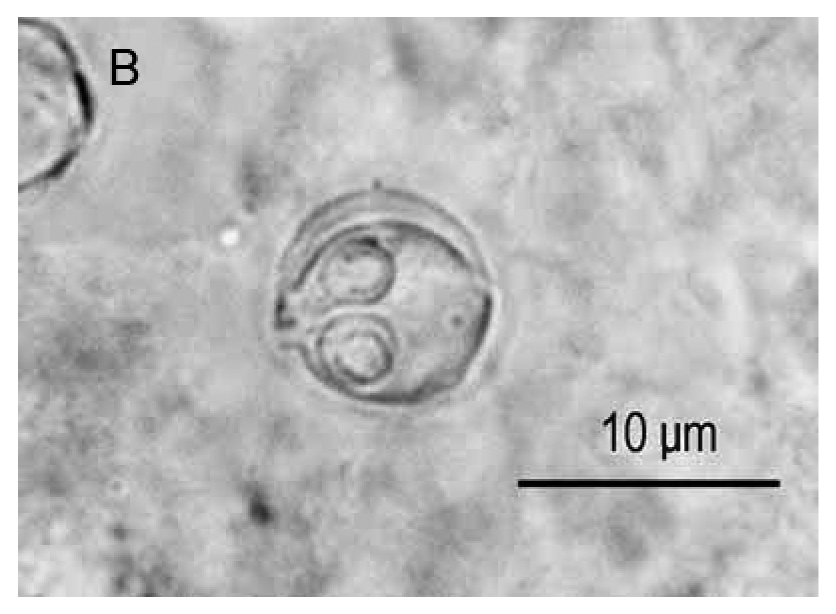
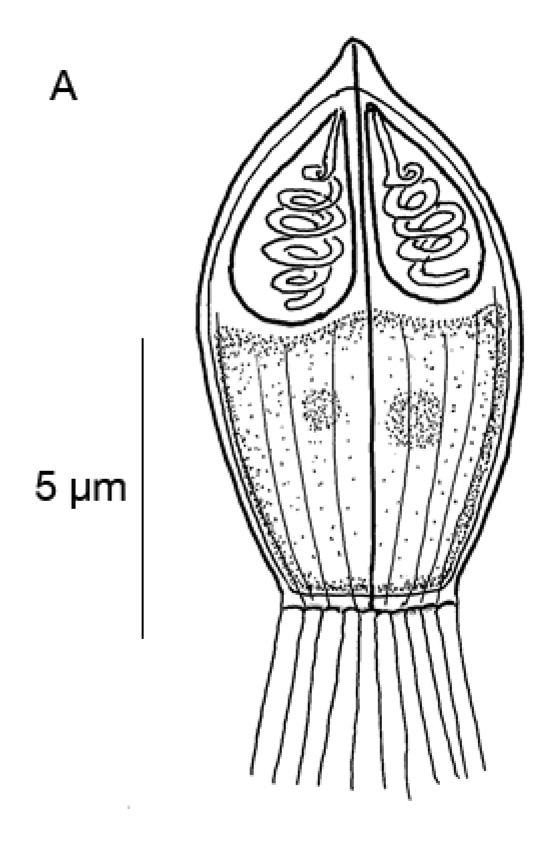


Figure 103. ***Sphaerospora renicola*** **(Variisporina, Sphaerosporidae).**

A. D'après Lom et Dyková, 1992. B. *Sphaerospora elegans.* Photomicrographie (cliché M. El- Matbouli).

Hoferellus Berg, 1898

Chez *Hoferellus*, les spores apparaissent pyramidales ou ovoïdes avec l'extrémité antérieure acuminée en vue frontale, et biconvexes face au plan de suture ; elles sont dotées d'une paroi valvaire avec crêtes, qui porte deux dispositifs épineux émanant de ses faces latérales et de courts filaments rigides au pôle postérieur (figure 104). La spore renferme un sporoplasme binucléé avec une vacuole iodophile. Les *Hoferellus* sont des parasites cœlozoïques du système urinaire des poissons d'eau douce (voir Les affections du système excréteur).



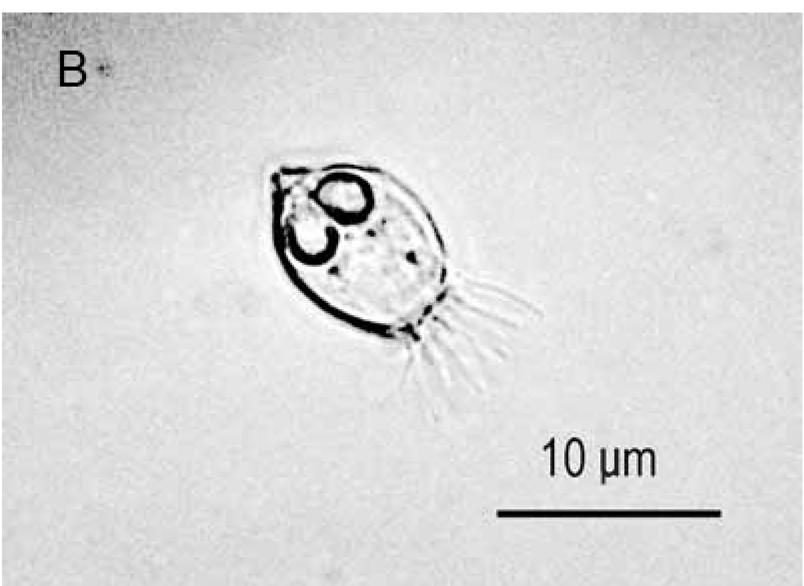
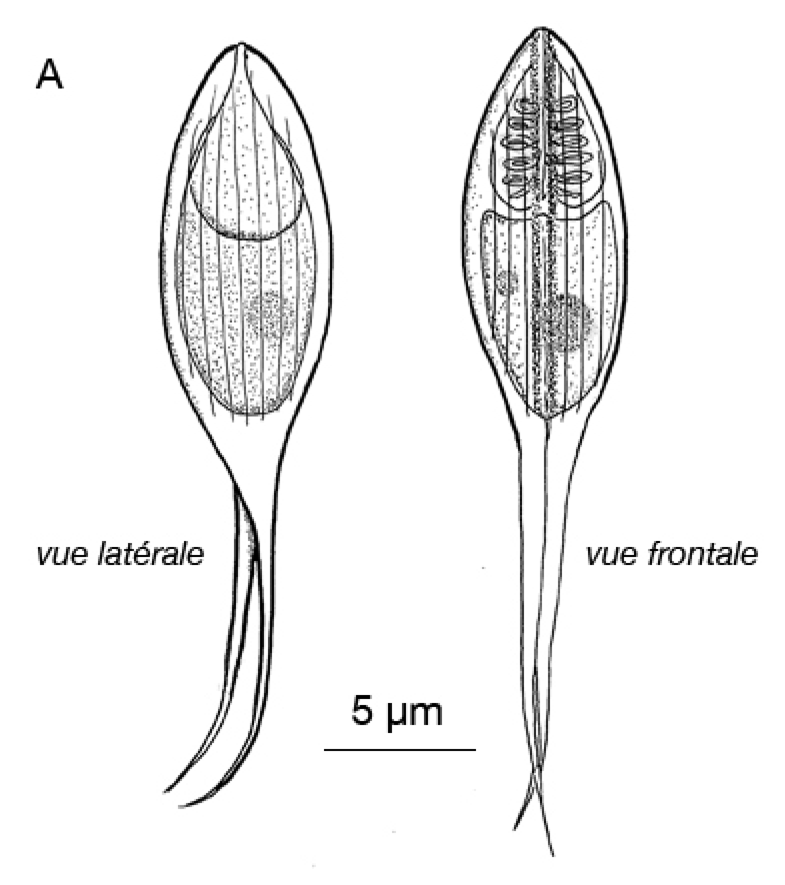


Figure 104. *Hoferellus.*

A. *Hoferellus* sp. (Variisporina, Sphaerosporidae) en vue frontale. D'après Lom et Dyková, 1992. B. *Hoferellus cyprini* Photomicrographie M. El- Matbouli.

***Myxobilatus* Davis, 1944**

Ce genre présente des spores allongées, pointues à l'extrémité antérieure et dont les parois valvaires qui portent souvent de fines crêtes, émettent deux appendices postérieurs (figure 105). La spore contient 2 capsules polaires piriformes, situées de part et d'autre du plan de suture, un sporoplasme binucléé et une vacuole iodophile. Les trophozoïtes de taille variable, bi- ou polysporaux, sont surtout cœlozoïques dans l'appareil urinaire, mais, parfois aussi, histozoïques dans divers tissus de poissons chondrichthyens et téléostéens marins et dulçaquicoles.



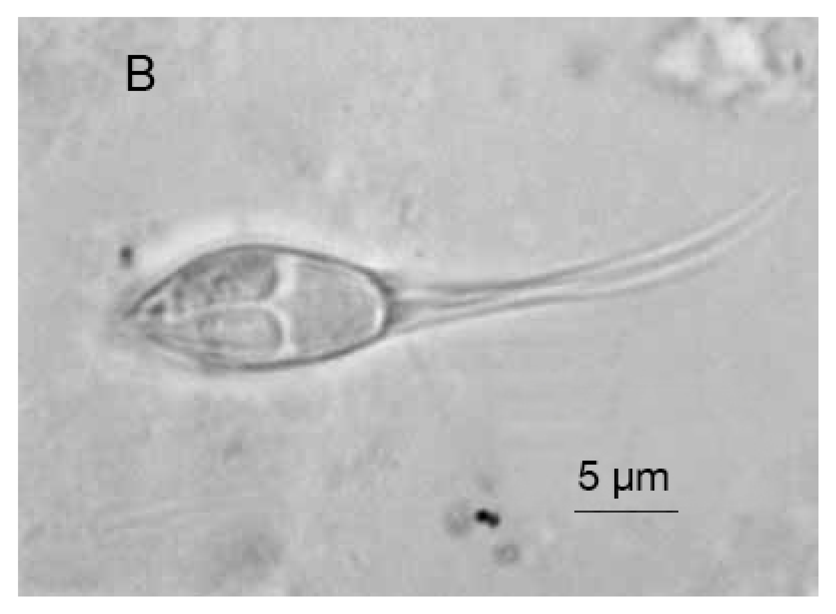
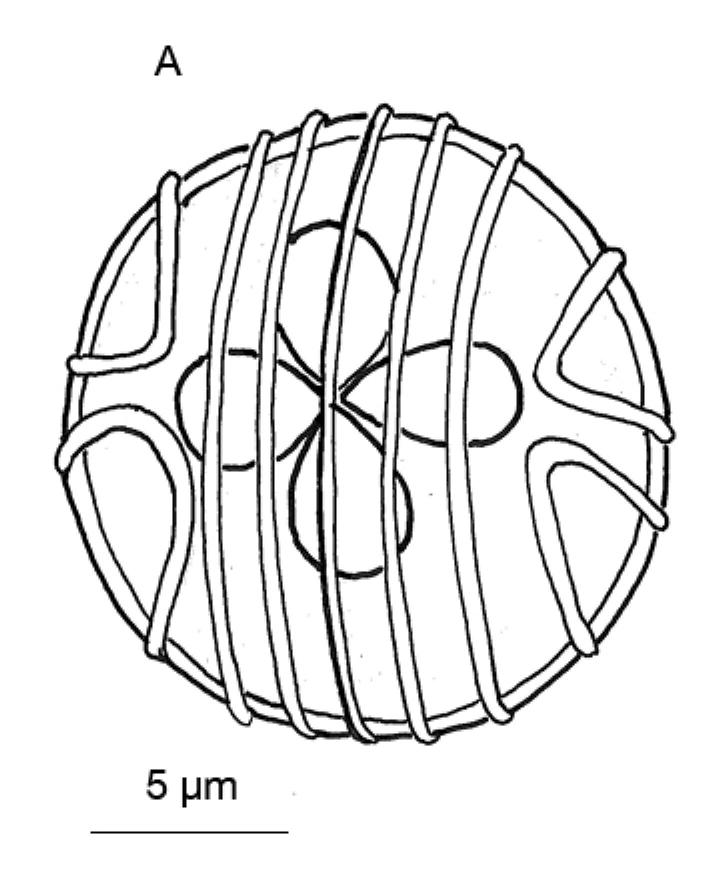


Figure 105. Myxobilatus.

A. *Myxobilatus yukonensis* (Variisporina, Sphaerosporidae). Vue latérale et frontale. D’après Arthur et Margolis, 1975. B. *Myxobilatus* sp. Photomicrographie.

Les chloromyxidés, Chloromyxidae Thélohan, 1892

Les spores de chloromyxidés, de forme sphérique, subsphérique ou oblongue, sont coupées par une ligne de suture droite et peuvent avoir des appendices caudaux. La spore renferme 4 capsules polaires apicales piriformes, disposées d’une des manières suivantes : une paire dans le plan de suture et une dans un plan perpendiculaire au précédent, ou bien deux paires en diagonale de part et d’autre du plan de suture. Les trophozoïtes, mono- ou polysporaux, sont généralement cœlozoïques chez les poissons dulçaquicoles et marins. Le genre *Chloromyxum* Mingazzini, 1890 présente les caractères de la famille et comprend plus d’une centaine d’espèces infectant les poissons marins et dulçaquicoles. Ses spores ont des parois valvaires lisses ou crêtées, portent rarement des appendices postérieurs et contiennent un sporoplasme binucléé ou deux mononucléés (figure 106).



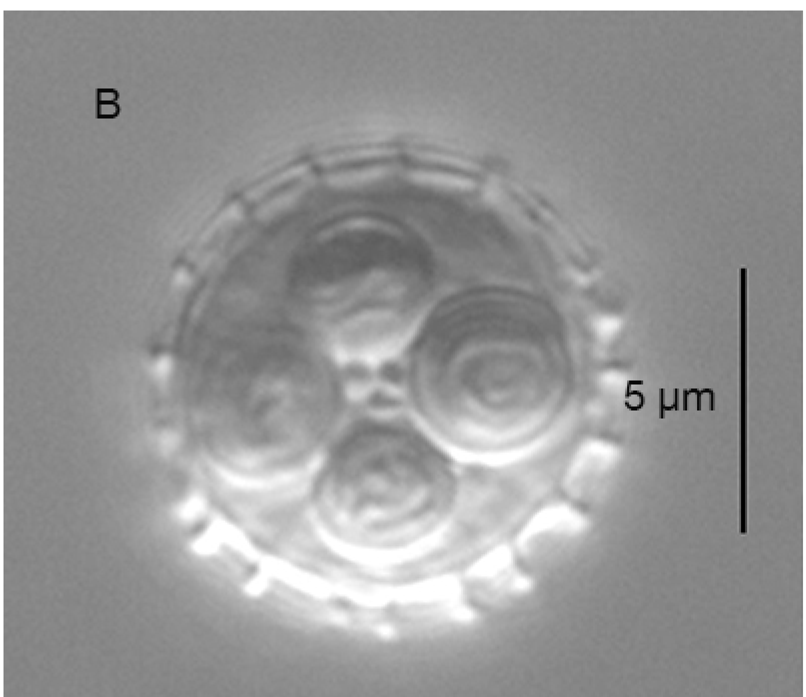


Figure 106. ***Chloromyxum koi*** **(Variisporina, Chloromyxidae).**

A. D'après Lom et Dyková, 1992. B. Photomicrographie. Hallett *et al.*, 2006.

Les parvicapsulidés, Parvicapsulidae Shulman, 1953

La famille présente les caractères suivants : spore allongée à valves inégales, de paroi mince et lisse, se joignant sur une suture incurvée et renfermant 2 à 4 capsules polaires apicales ; trophozoïtes bi- ou tétrasporaux, cœlozoïques du système urinaire d'espèces marines et anadromes des bassins nord atlantique et nord pacifique. Elle comprend plus d'une dizaine d'espèces.

***Parvicapsula* Shulman, 1953**

Une des 3 espèces du genre, *P. minibicornis* Kent *et al.*, 1997, attire actuellement l'attention tant par sa prévalence que par son intensité d'infection qui conduit à des glomérulonéphrites létales (voir Les affections du système excréteur) chez les salmonidés libres et captifs des côtes pacifiques des États-Unis (Jones *et al.*, 2004). Une deuxième espèce, *P. pseudobranchicola* Karlsbakk, Saether, Hostlund, Fjellsoy et Nylund, 2002 engendre des branchites chez les saumons atlantiques et les truites arc-en-ciel d'élevage des côtes norvégiennes. La spore renferme un sporoplasme binucléé ; 2 capsules polaires apicales, piriformes, avec un filament à 3-4 spires, de part et d'autre du plan de suture ; des valves présentant chacune 2 petites protubérances en partie postérieure ; une enveloppe muqueuse subovale postérieure (figure 107).

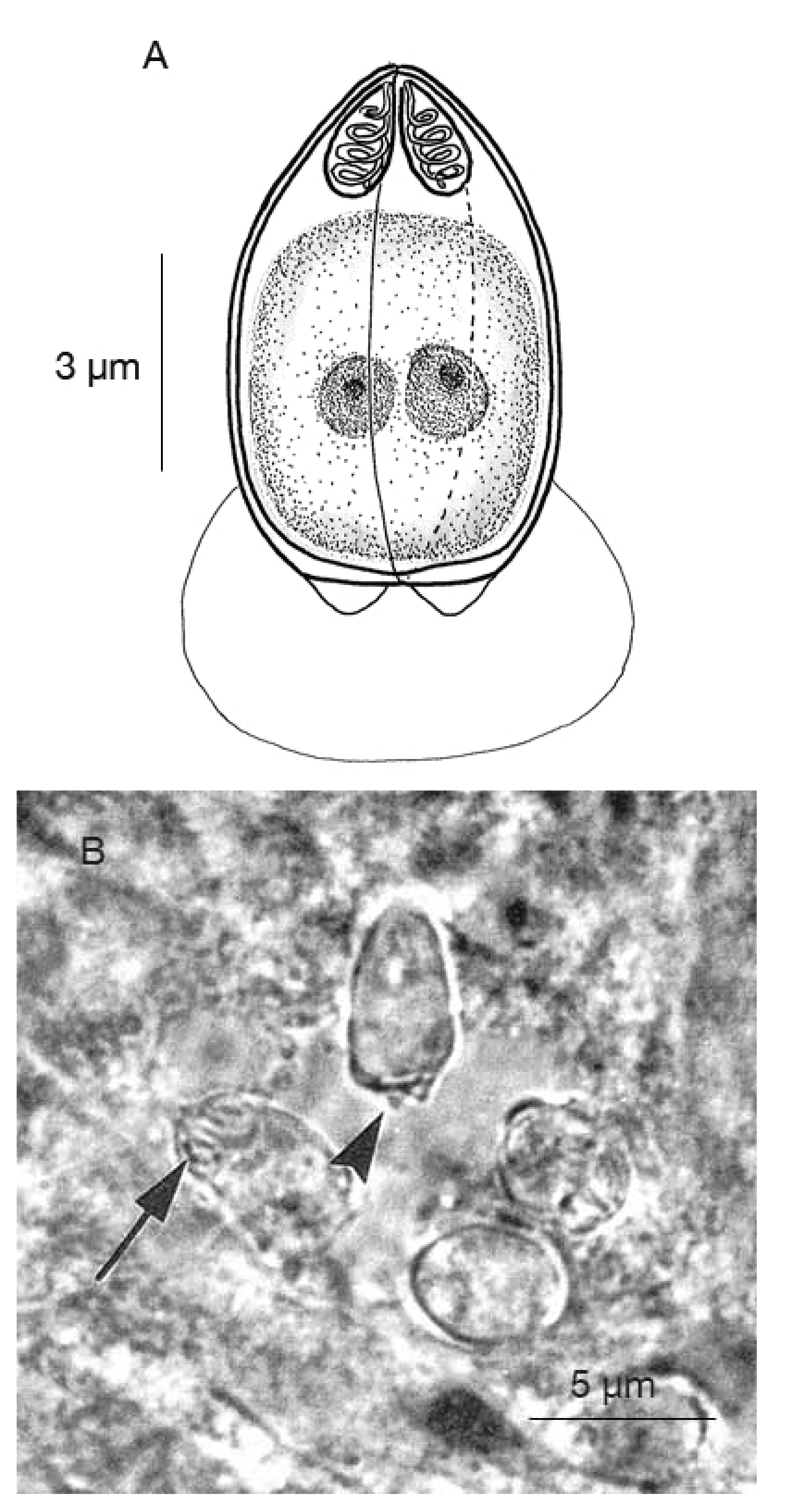


Figure 107. ***Parvicapsula minibicornis*** **(Variisporina, Parvicapsulidae).**

A. D’après Kent *et al.*, 1997. B. Photomicrographie. Noter les deux capsules polaires (flèche) et les protubérances valvaires postérieures (pointe de flèche) de la spore (cliché S. Foot).

Les platysporines, Platysporina Kudo, 1919

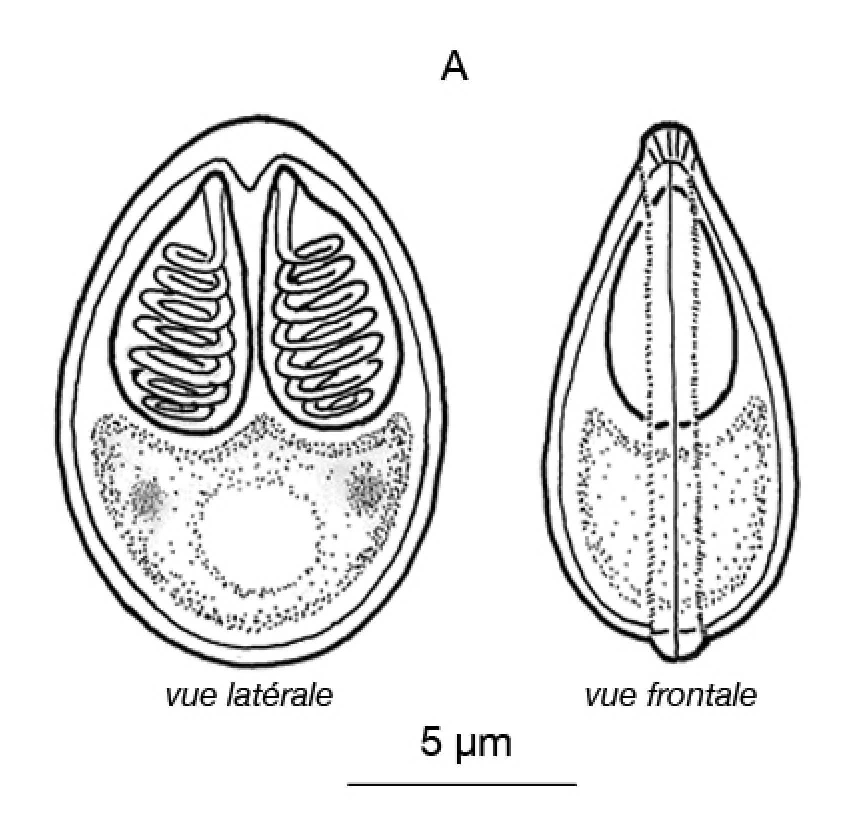
Les spores, de symétrie bilatérale, hébergent deux, parfois une seule, capsule(s) polaire(s) disposée(s) dans le plan de suture. Les platysporines sont, en général, des parasites histozoïques de poissons dulçaquicoles chez lesquels ils développent de grands trophozoïtes polysporaux. Le groupe a une seule famille.

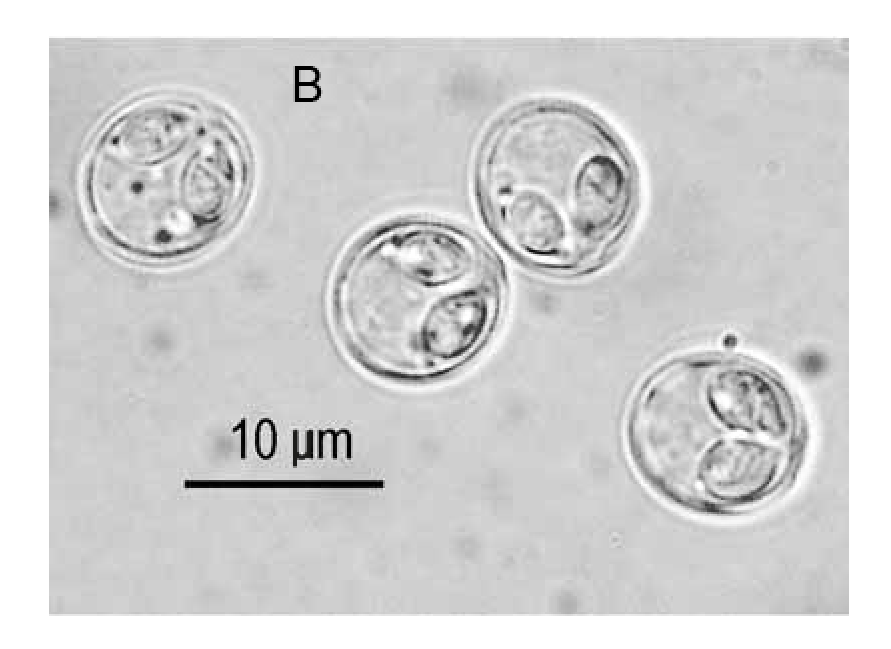
Les myxobolidés, Myxobolidae Thélohan, 1892

En plus des caractères des platysporines, les myxobolidés ont des spores aplaties parallèlement à leur suture rectiligne qui forme une crête élevée pouvant se prolonger en longs appendices. La spore renferme des capsules polaires de taille parfois inégale et dont une peut être absente, ainsi qu’un sporoplasme à vacuole iodophile dans la plupart des espèces. Le groupe comporte 13 genres dont trois figurent ci-dessous : *Myxobolus*, *Henneguya* et *Thelohanellus*.

Myxobolus Bütschli, 1882

Les spores sont de forme arrondie ou ovoïde en vue frontale (face à une valve) et biconvexes en vue latérale (face au plan de suture), pourvues d’une paroi valvaire lisse et d’une crête de suture pouvant développer vers l’arrière une bordure dentelée. La spore héberge 2 capsules polaires dont l’une peut manquer, et un sporoplasme binucléé avec vacuole iodophile (figure 108). Les *Myxobolus* sont des parasites histozoïques des poissons dulçaquicoles et de quelques espèces marines chez lesquels ils engendrent la formation de grands trophozoïtes polysporaux et de pansporoblastes (voir Les affections des téguments). L’espèce *M. cerebralis*, agent du tournis des salmonidés, est la mieux étudiée des myxosporidies et en constitue le modèle (voir Myxosporidies).


A
vue latérale
vue frontale
5 µm


B
10 µm

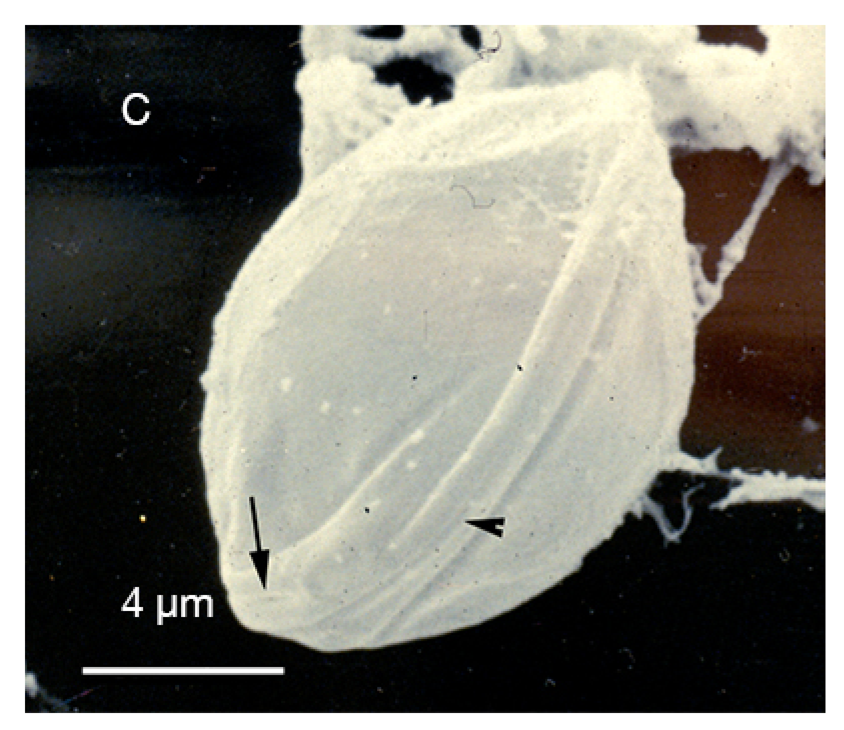


Figure 108. ***Myxobolus.***

A. *Myxobolus* sp. (Platysporina, Myxobolidae) en vues frontale et latérale. D’après Lom et Dyková, 1992. B. *Myxobolus cerebralis*. Photomicrographie. C. *Myxobolus* sp. Électromicrographie à balayage d’une spore montrant les 2 valves, la suture (pointe de flèche) et le foramen (flèche).

Henneguya Thélohan, 1892

Les spores sont arrondies, ellipsoïdes ou fusiformes vues par la face frontale, et biconvexes en vue latérale ; chacune des valves, à surface lisse, produit une projection caudale qui peut prendre une position divergente de celle de l’autre (figure 109). La spore englobe deux capsules piriformes, souvent très allongées, et un sporoplasme binucléé avec une inclusion sphérique de nature polysaccharidique. Les trophozoïtes polysporaux, généralement de grande taille, engendrent des pansporoblastes au cours du développement de ce parasite histozoïque des poissons surtout dulçaquicoles (voir Les affections des téguments).

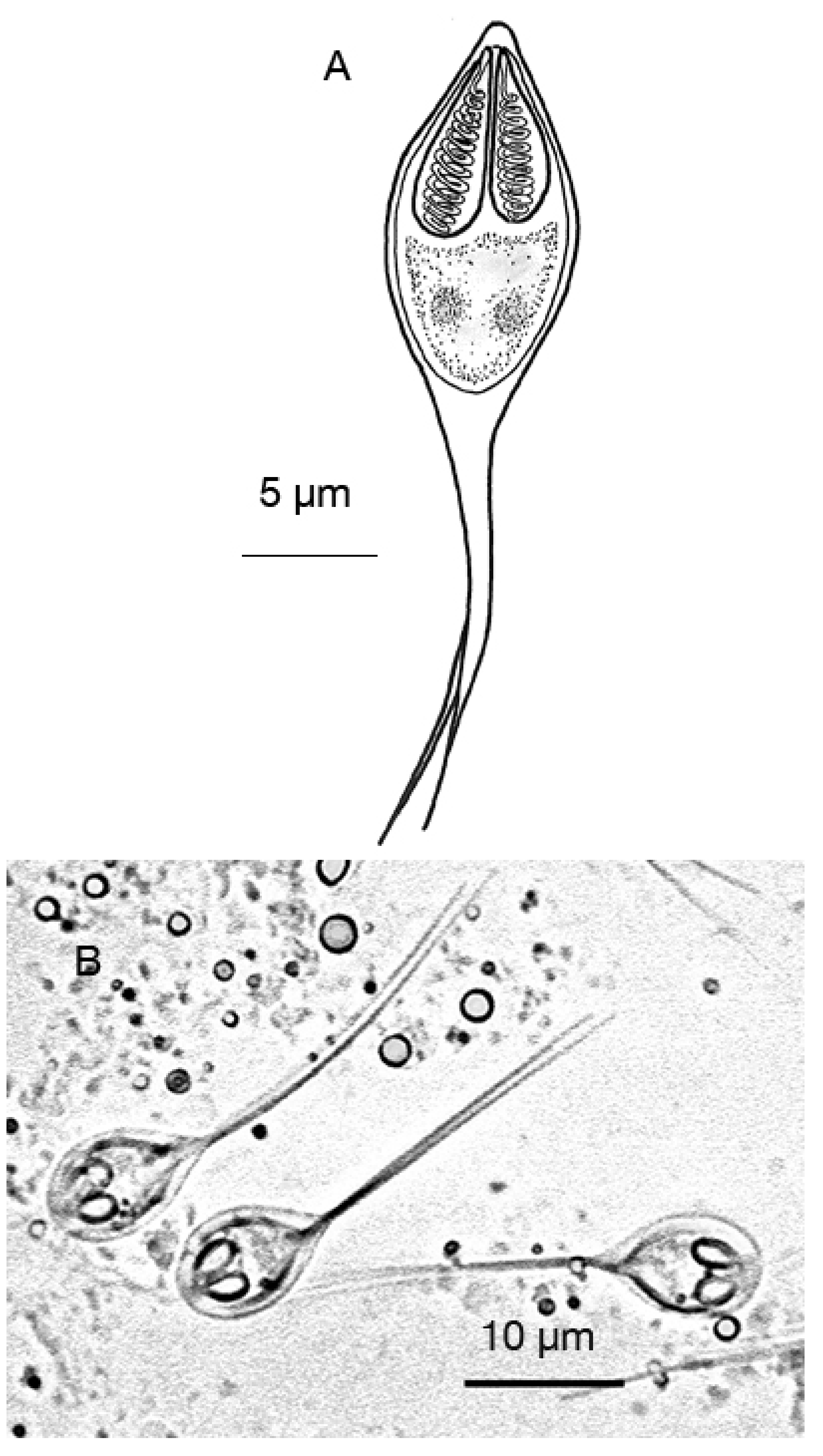
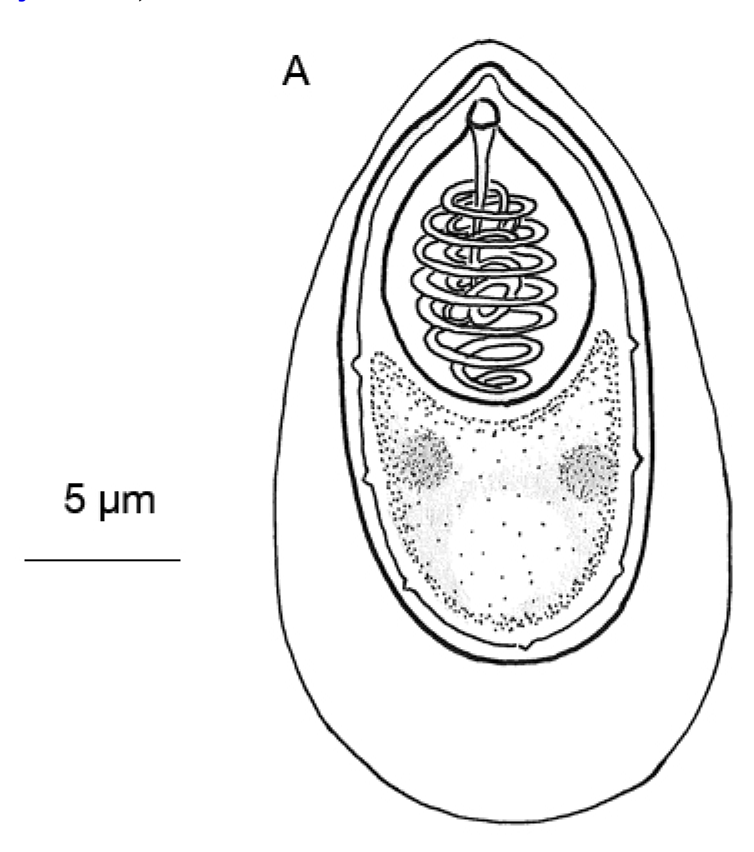


Figure 109. ***Henneguya.***

A. *Henneguya psorospermica* (Platysporina, Myxobolidae). D'après Lom et Dyková, 1992.
B. *Henneguya zschokkei*. Photomicrographie M. El- Matbouli.

***Thelohanellus* Kudo, 1933**

Les spores, de forme piriforme ou en goutte pendante en vues frontale et latérale, présentent des surfaces valvaires lisses. La spore contient une seule capsule polaire de même forme qu'elle, et un sporoplasme binucléé, doté d'une inclusion sphérique de nature polysaccharidique (figure 110). Les *Thelohanellus* se développent en trophozoïtes polysporaux et pansporoblastes histozoïques chez les poissons d'eau douce (voir Kystes).



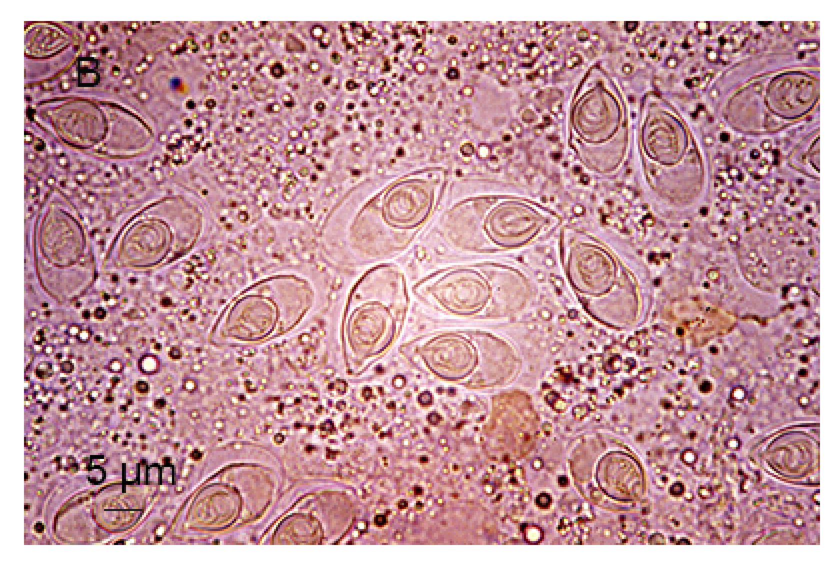


Figure 110. ***Thelohanellus*.**

A. *Thelohanellus kovorkai* (Platysporina, Myxobolidae). D'après Lom et Dyková, 1992. B. *Thelohanellus* sp. Photomicrographie.

Les multivalvulides, Multivalvulida Shulman, 1959

Les spores de ce groupe, à symétrie radiale, sont caractérisées par la présence de 3 à 7 valves, jointes par autant de lignes de suture et renfermant autant de capsules polaires en position apicale. L'ordre comporte 3 familles dont 2, les trilosporidés et les kudoïdés, ont un impact sanitaire et économique certain, du fait de leur localisation cérébrale ou de la lyse musculaire qu'ils induisent lors d'infection intense. Certains des genres présentés chez les kudoïdés (Whipps *et al.*, 2004) sont parfois placés dans des familles spécifiques, telles les pentacapsulidés, **Pentacapsulidae** Naidenova et Zaike, 1970, les hexacapsulidés, **Hexacapsulidae** Shulman, 1959, et les septemcapsulidés, **Septemcapsulidae** Hsieh et Chen, 1984.

Les trilosporidés, Trilosporidae Shulman, 1959

Unicapsula Davis, 1924

Le genre comprend 8 espèces et présente les propriétés suivantes : une spore de forme subsphérique à 3 valves de taille inégale, renfermant une

capsule polaire développée et 2 rudimentaires et contenant 2 sporoplasmes uninucléés, l’un enveloppant l’autre (figure 111) ; de grands trophozoïtes histozoïques dans les muscles, sans formation de pansporoblastes. Ces parasites se rencontrent dans le Pacifique nord-ouest, les côtes australiennes et l’océan Indien.

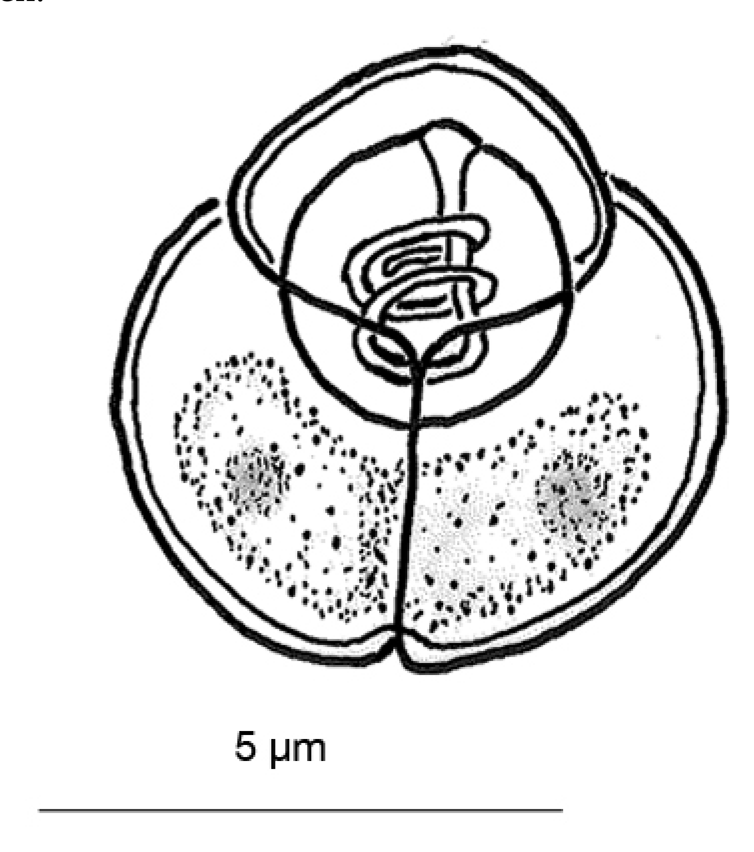


Figure 111. ***Unicapsula seriolae*** **(Multivalvulida, Trilosporidae).**

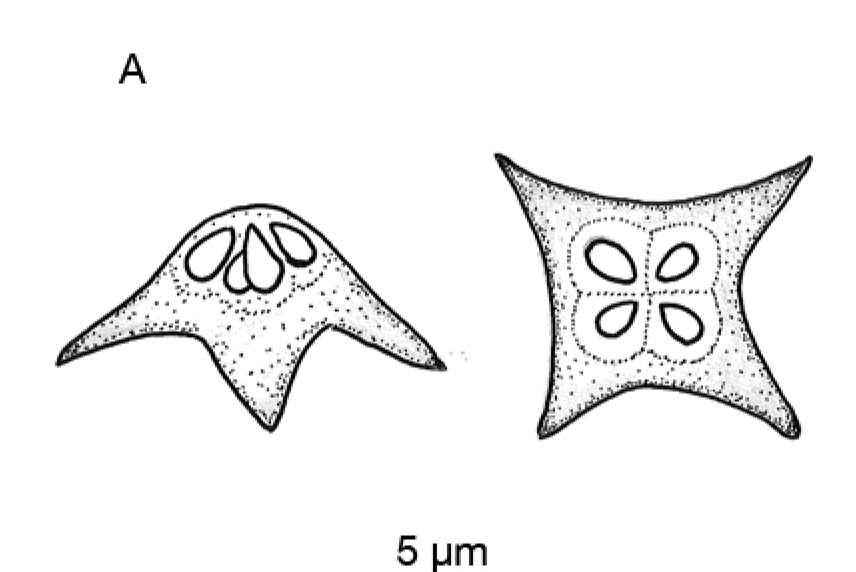
D’après Lom et Dyková, 1992.

Les kudoïdés, Kudoidae Meglitsch, 1960

Les kudoïdés constituent une famille de 5 genres, très importante au plan pathologique. À noter que diverses études génétiques conduisent à regrouper plusieurs familles au sein de celle des kudoïdés (Burger et Adlard, 2010).

Kudoa **Meglitsch, 1947**

Kudoa se caractérise par ses spores à 4 valves et 4 capsules. En vue apicale, les spores ont une forme évoquant une étoile ou un cadran arrondi et des lignes de suture indistinctes (figure 112). Chaque spore renferme des capsules polaires piriformes et deux sporoplasmes mononucléés dont l'un enveloppe l'autre. Cosmopolite, le genre rassemble surtout des parasites histozoïques, même intracellulaires (myoblastes, voir Plasmodes ⟐), infectant essentiellement les poissons téléostéens et quelques élasmobranches en mer (Gleeson *et al.*, 2010). Les trophozoïtes sont de petite ou de grande taille et uni- ou polysporaux (1 à 7 spores), sans que l'existence de pansporoblastes ait été démontrée.



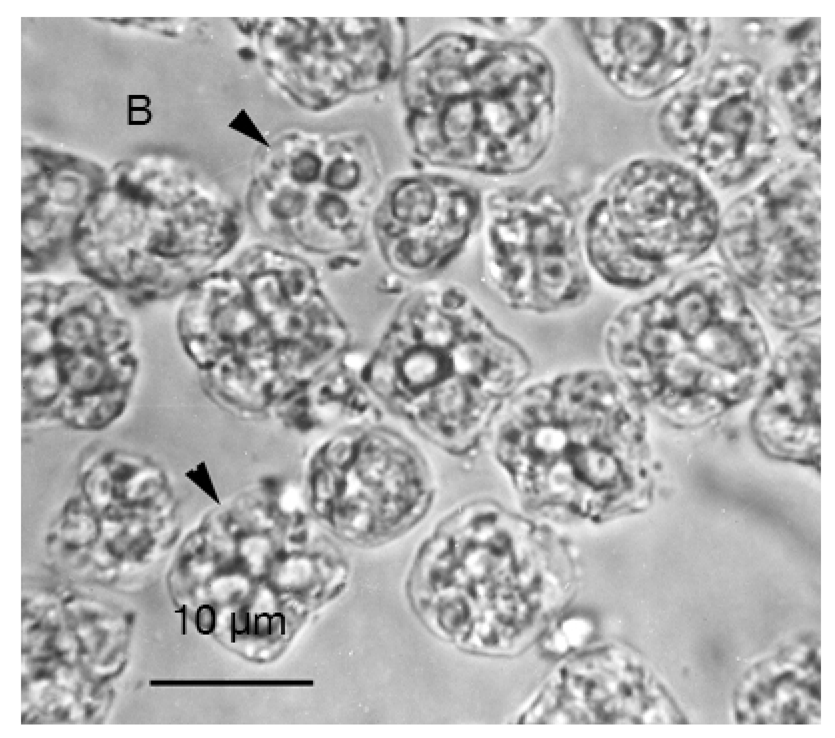


Figure 112. ***Kudoa thyrsites*** **(Multivalvulida, Kudoidae).**

A. D’après Lom et Dyková, 1992. B. Photomicrographie I. Dyková.

Pentacapsula Naidenova et Zaike, 1970

La spore a une forme évoquant, en vue apicale, une étoile à 5 branches et, en vue latérale, un cône (figure 113). Le genre a été impliqué lors d’encéphalites granulomateuses sur des poissons d’élevage, *Latris lineata*, en Tasmanie (Grossel *et al.*, 2003 ; Lom et Dyková, 2006).

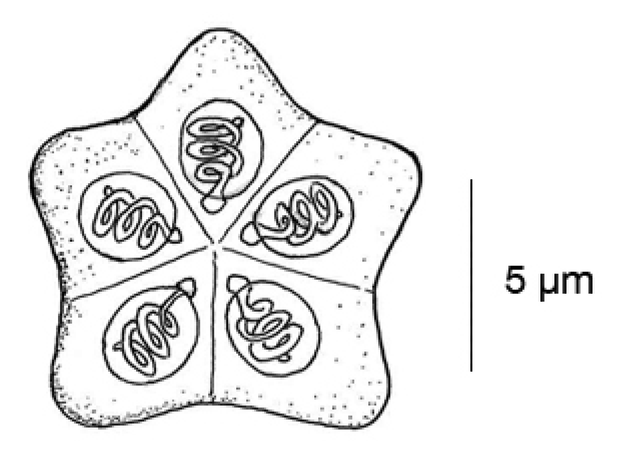


Figure 113. ***Pentacapsula*** **sp (Multivalvulida, Kudoidae).**

Hexacapsula Arai et Matsumoto, 1953

La spore a 6 valves. Le genre comporte une seule espèce *H. neothunni* Arai et Matsumoto, 1953 (figure 114), parasite musculaire du thon albacore *Neothunnus macropterus* dans la mer du Japon.

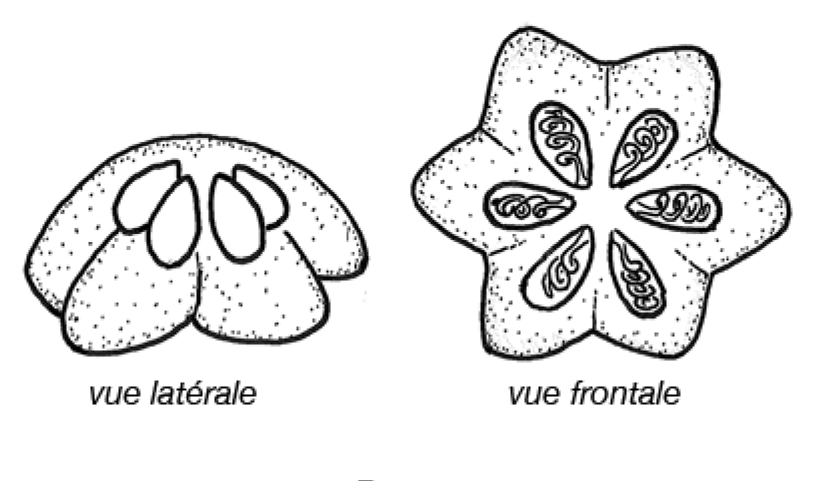


Figure 114. ***Hexacapsula neothunni*** **(Multivalvulida, Kudoidae).**

***Septemcapsula* Hsieh et Chen, 1984**

La spore a 7 valves contenant chacune une capsule polaire (figure 115). *Septemcapsula yasunagai* est la seule espèce qui forme ses plasmodes dans le tissu cérébral de divers téléostéens de la mer du Japon en induisant des troubles locomoteurs et des malformations corporelles, y compris dans les élevages (*Lateolabrax japonicus* et *Oplegnathus fasciatus*). De récents travaux tendent à replacer cette espèce dans le genre *Kudoa*.

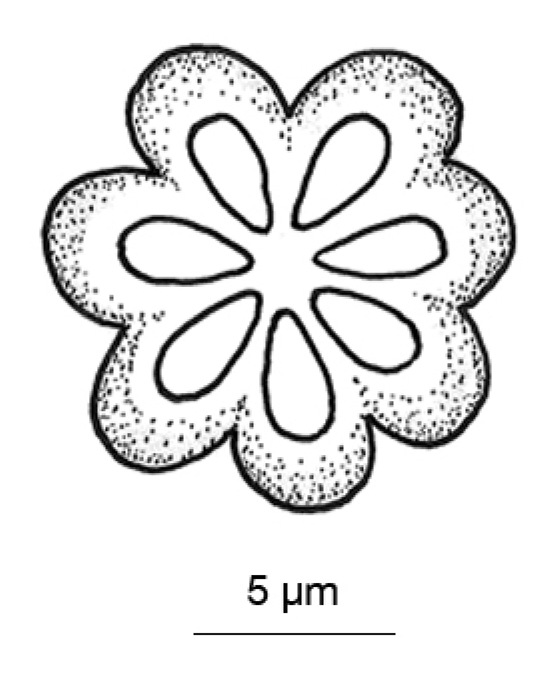
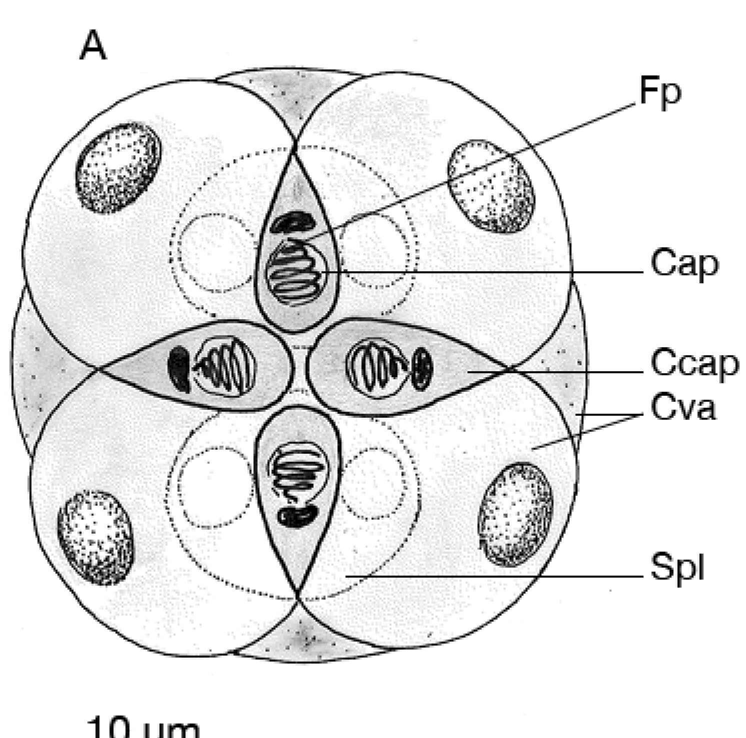


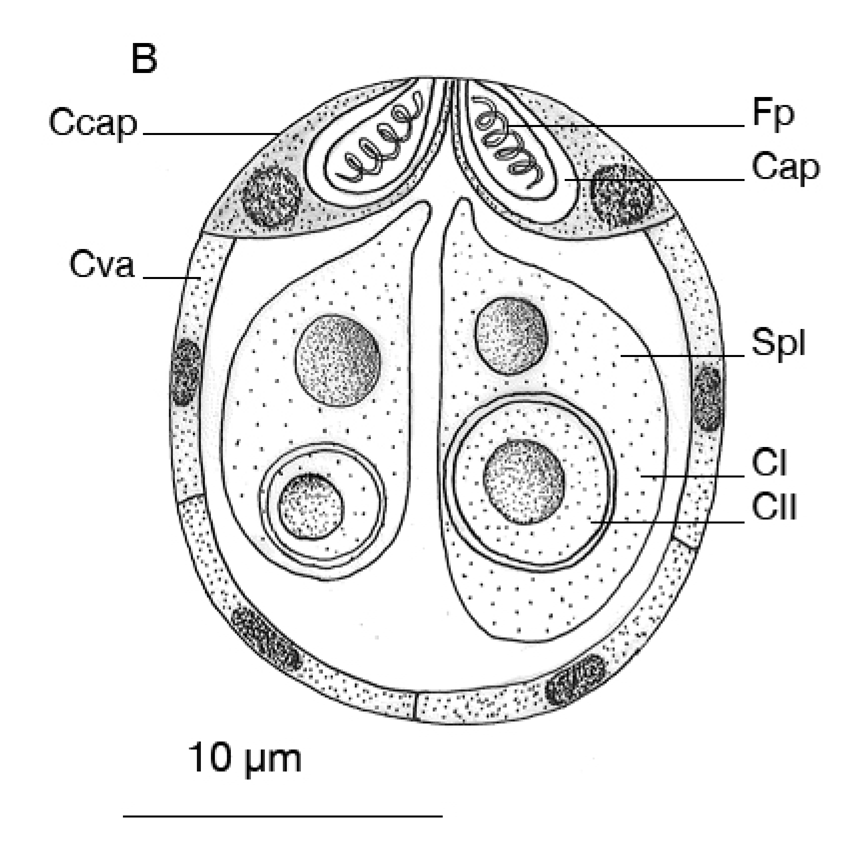
Figure 115. *Septemcapsula yasunagai* (Multivalvulida, Kudoidae).

Les malacosporidies, Malacosporea Canning, Curry, Feist, Longshaw et Okamura, 2000

Eukaryota; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Cnidaria ; Myxozoa

Les malacosporidies forment un taxon de myxozoaires primitifs, parasites de bryozoaires dulçaquicoles, dont l'un, au moins, est aussi ichthyoparasite (Canning et Okamura, 2003). Les malacospores de bryozoaires, grossièrement sphériques, sont formées dans des sacs flottant dans la cavité intérieure de l'invertébré et ont une paroi qui reste à l'état de cellules valvaires jusqu'à la maturation, ce qui leur confère une consistance molle. Chaque spore est formée de 4 cellules valvaires, 4 capsules polaires et 2 sporoplasmes mononucléés (figure 116). Les malacosporidies comportent un ordre, les malacovalvulides, **Malacovalvulida** Canning *et al.,* 2000, qui a les caractères de la classe, et une famille, les saccosporidés, **Saccosporidae** Canning, Okamura et Curry, 1996**.** Les saccosporidés ont 2 genres, *Buddenbrockia* Schröder, 1910 (synonyme *Tetracapsula* Canning, Okamura et Curry, 1996) et *Tetracapsuloides*, ce dernier étant ichthyoparasite.





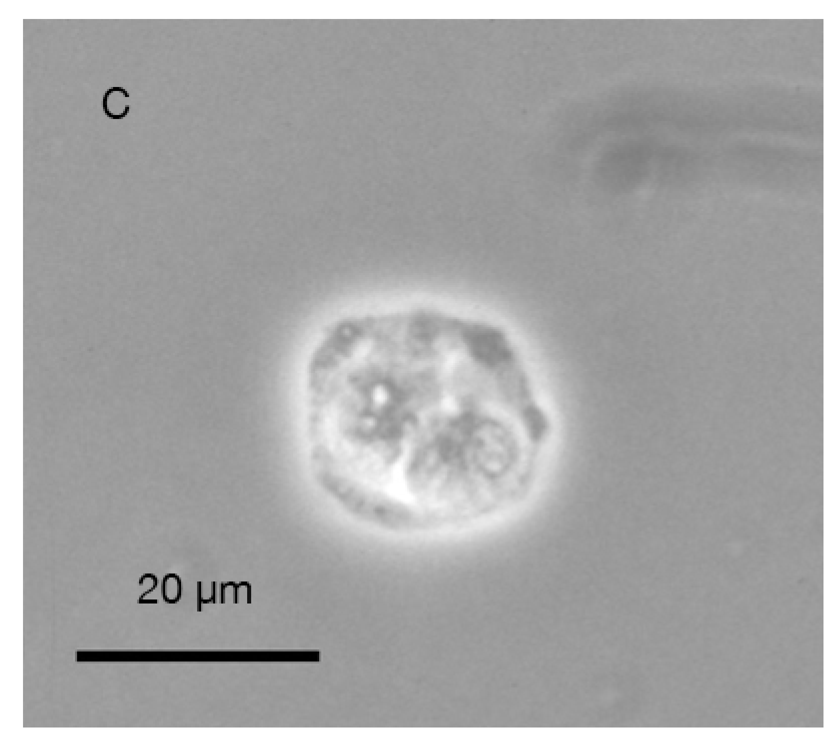


Figure 116. *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Malacovalvulida, Saccosporidae).

Malacospore de bryozoaire : A, vue apicale. D’après McGurk *et al.*, 2005. B, coupe schématique. C, photomicrographie de la malacospore du bryozoaire.

Ccap, cellule de capsule ; C I, cellule primaire ; C II, cellule secondaire ; Cap, capsule polaire ; Fp, filament polaire ; Spl, sporoplasme ; Cva, cellule de valve.

Le développement des saccosporidés se fait entièrement dans un sac à paroi unicellulaire. Toutes les cellules mononucléées de l'intérieur du sac sont des spores potentielles ou de futurs composants de spores.

Tetracapsuloides Canning, Tops, Curry, Wood et Okamura, 2002

La seule espèce du genre, *Tetracapsuloides bryosalmonae* Canning, Curry, Feist, Longshaw et Okamura, 1999, est l'agent de la *proliferative kidney disease* des salmonidés ou PKD (Hedrick *et al.*, 1993), appelée en France « hépatonéphrite parasitaire » (voir L'altération de l'état général ⟳, Les affections du système circulatoire ⟳ et Les affections du système excréteur ⟳). Cet organisme a été longtemps désigné sous le nom de PKX pour *proliferative kidney disease unknown agent*. Une malacospore, issue d'un bryozoaire (figure 116), est à l'origine de la contamination du poisson. Ensuite, dans les tissus infectés du poisson, le parasite se présente comme une cellule plurinucléée qui est, en fait, formée de cellules emboîtées (figure 117). Pareille organisation cellulaire est typique du développement des myxozoaires. Le cycle biologique de *T. bryosalmonae* alterne un bryozoaire et un salmonidé, la truite commune *Salmo trutta* (Morris et Adams, 2006). Comme les stades sexués de la reproduction se déroulent chez le bryozoaire, on peut considérer que ce dernier est l'hôte définitif de *T. bryosalmonae,* mais, en fait, plusieurs espèces de bryozoaires y sont sensibles. Les hôtes intermédiaires sont la truite commune et aussi l'omble de fontaine *Salvelinus fontinalis* (Grabner et El-Matbouli, 2007) qui émettent des spores susceptibles d'infecter les bryozoaires sensibles. Chez les poissons, les malacospores apparaissent constituées de 2 valves, 2 capsules polaires, un seul sporoplasme (figure 118) et sont émises avec l'urine (Hedrick *et al.*, 2004). La truite arc-en-ciel et les autres *Oncorhynchus* sont des impasses pour le développement de *T. bryosalmonae* mais se révèlent très sensibles à l'infection, en raison de l'intense réponse immunitaire qu'elle provoque chez eux

(Chilmonczyk *et al.*, 2002). C'est d'ailleurs chez la truite arc-en-ciel que la maladie a été découverte.

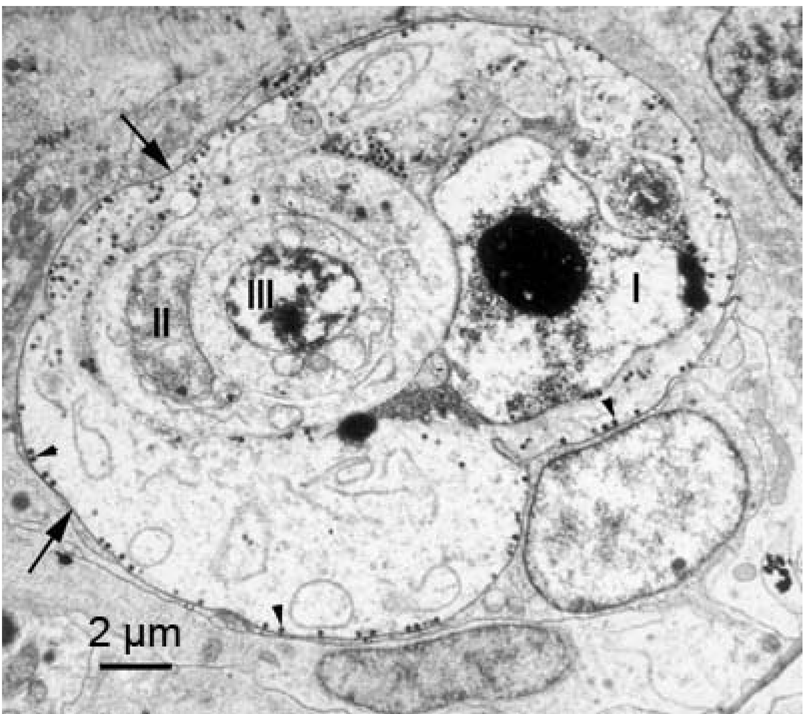
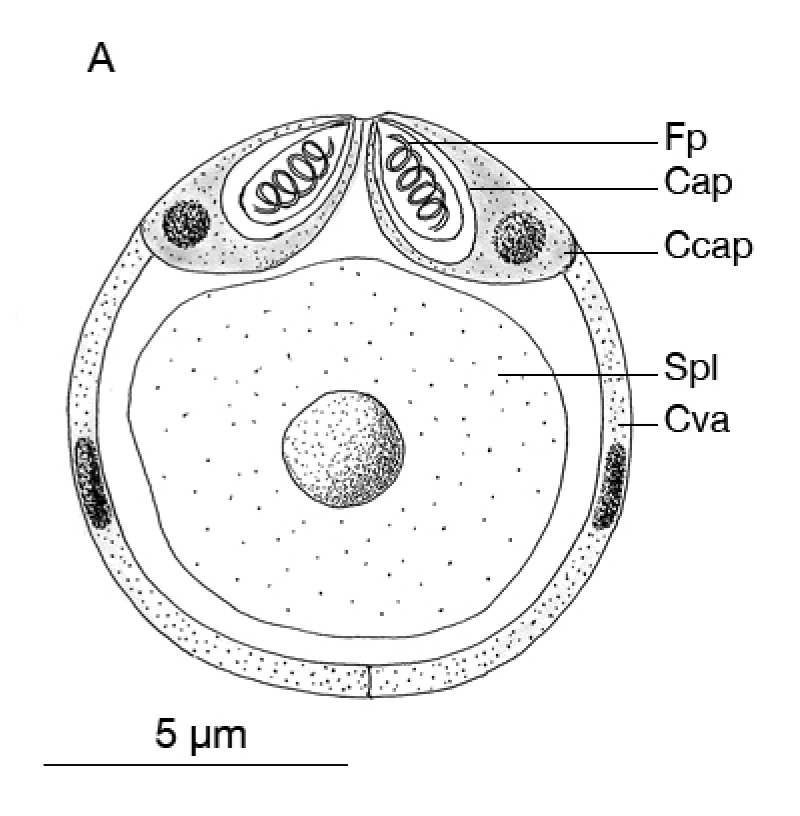


Figure 117. *T. bryosalmonae.*

Électromicrographie d'une coupe ultrafine de la forme extrasporogonique de l'organisme dans l'interstitium rénal d'une truite arc-en-ciel (I, noyau de la cellule primaire ; II, noyau de la cellule secondaire ; III, noyau de la cellule tertiaire). Les flèches indiquent la membrane plasmique de la cellule primaire bordée de sporoplasmosomes (pointes de flèches) qui délimite le parasite. Cliché S. Chilmonczyk.



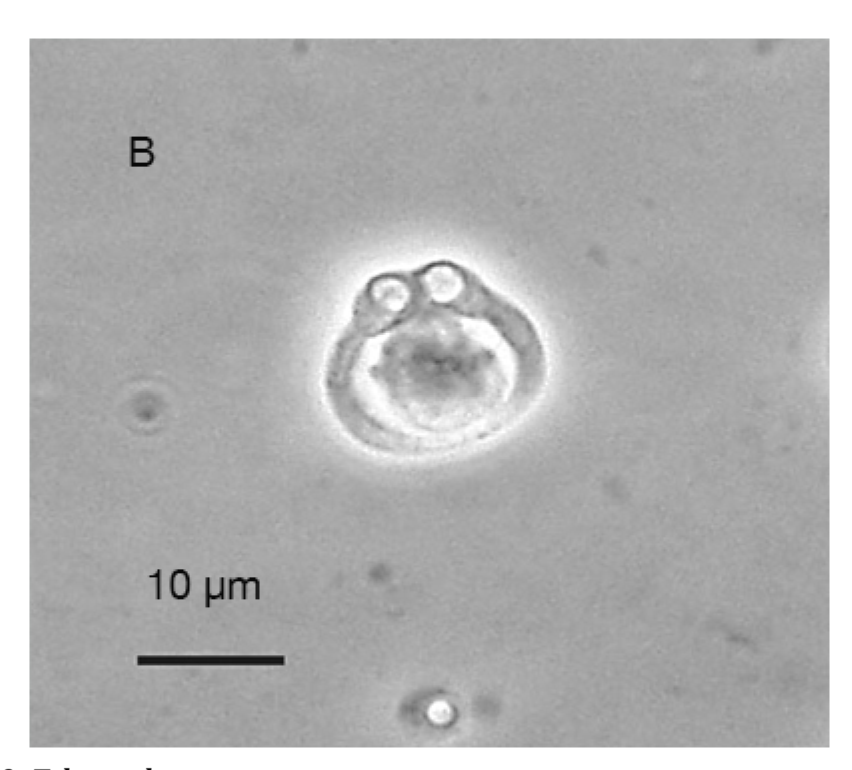


Figure 118. ***T. bryosalmonae*.**

Malacospore de poisson : A. coupe schématique ; B. photomicrographie de la malacospore émise dans l’urine d’une truite arc-en-ciel, *O. Mykiss*.

Cap, capsule polaire ; Ccap, cellule de capsule ; Cva, cellule de valve ; Fp, filament polaire ; Spl, sporoplasme.

Les polypodiidés, Polypodiidae Ussov, 1885

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Cnidaria ; Hydrozoa ; Trachylina ; Narcomedusae

***Polypodium hydriforme* Ussov, 1885**

Dans notre présentation des myxozoaires, nous intégrons *Polypodium hydriforme*, cnidairedont les études phylogénétiques d'Evans *et al.*, 2008, ont révélé la parenté avec les myxozoaires. En fait, ces travaux ont conduit les spécialistes de taxonomie moléculaire à intégrer les myxozoaires dans le clade des cnidaires (Evans *et al.*, 2008). Ce parasite est spécifique des acipensériformes (acipenséridés et polyodontidés) chez lesquels il colonise les ovocytes. Il en résulte la mort des ovocytes parasités et donc la diminution de la capacité de reproduction de l'espèce et de la qualité du caviar. Le cycle biologique comprend un stade libre au cours duquel se déroulent la reproduction sexuée, puis la phase parasitaire, après pénétration du stade infestant chez la larve d'esturgeon. Le retour du *Polypodium* dans l'environnement aquatique intervient lors de la ponte, ce qui induit une phase parasitaire très longue (6 à 10 ans) (Raikova, 1994). La répartition géographique de ce parasite correspond à celle des acipensériformes (voir Les affections du système reproducteur).

Les plathelminthes, phylum Plathyhelminthes Geggenbaur, 1859

Nous ne présenterons que 3 des 4 classes de plathelminthes, car, bien que parasites occasionnels, les Turbellaria Ehrenberg, 1831 sont dépourvus de

pouvoir pathogène. Ils représentent néanmoins plus de 3 000 espèces, surtout marines. En milieu dulçaquicole, ils sont le plus souvent connus sous le nom de planaires. Ces petits plathelminthes dont l'épiderme est pourvu d'une ciliature externe dotée d'un mouvement tourbillonnaire qui leur confère une mobilité sur les supports, prolifèrent parfois de façon excessive pouvant susciter ainsi une intervention diagnostique sur des affections tégumentaires.

Les monogènes, Monogenea Carus, 1863

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Bilateria ; Acoelomata ; Platyhelminthes

Les monogènes constituent une classe de petits plathelminthes non segmentés, d'une taille dépassant rarement 10 mm, tous parasites homoxènes de vertébrés ectothermes et, principalement, de poissons. Les monogènes se caractérisent par la présence, à leur extrêmité antérieure de formations glandulaires et sensorielles, à leur extrémité postérieure d'un appareil particulier d'attachement à l'hôte, le hapteur. C'est un organe musculaire garni de crochetons périphériques, d'un assemblage de crochets (encore appelés sclérites ou hamuli) de nature essentiellement scléroprotéique, de ventouses ou de pinces (figures 119-121). Les détails d'organisation du hapteur d'abord, et de l'appareil génital ensuite, ont été les principaux éléments de diagnose avant la mise à disposition d'outils moléculaires (Lautraite *et al.*, 1999). Le cycle de développement est direct (figure 122) et l'oviparité est la règle, sauf dans la famille des **Gyrodactylidae** dont les représentants sont, le plus souvent, vivipares. L'œuf donne naissance à une larve nageuse, appelée oncomiracidium, qui va infester un nouvel hôte sensible, la spécificité d'hôte étant étroite (parasites oïoxènes à sténoxènes). Les monogènes comprennent au moins 40 familles, réparties en plus de 100 genres, représentant plusieurs centaines d'espèces et appartiennent à deux sous-classes (Beverley-Burton, 1984) : **Monopisthocotylea** et **Polyopisthocotylea**. La diversité des monogènes ichthyoparasites apparaît dans le tableau 13. Parmi eux, nous traiterons d'un nombre plus restreint de groupes ayant, en pratique, un

impact et une fréquence de rencontre plus significatifs que les autres (Brusca et Brusca, 2002).



Figure 119. ***Gyrodactylus teuchis*** **(Monopisthocotylea, Gyrodactylidae).**

Photomicrographie d'un spécimen vivant, gravide, portant 2 fils *in utero* (H, hapteur), crochets de l'embryon de la première génération (flèche longue) et de celui de seconde génération (flèche courte) porté par le précédent.

Figure 120. ***Gyrodactylus*** **(Monopisthocotylea, Gyrodactylidae).**

Photomicrogaphies de hapteurs de 2 espèces (clichés G. Blanc). A. crochets de *Gyrodactylus derjavini* ; B. crochets de *G. salaris* (BV, bouclier ventral).

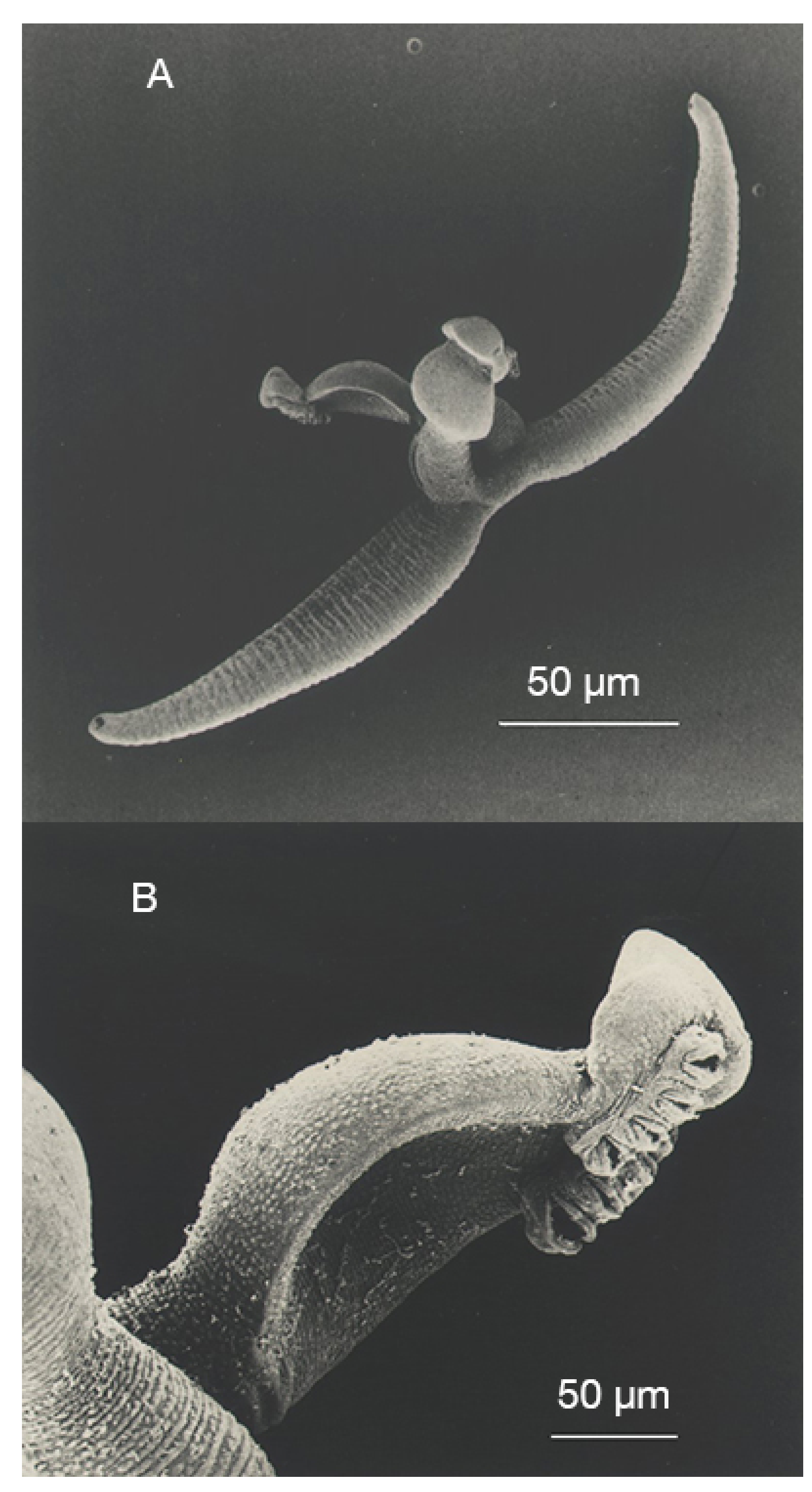


Figure 121. ***Diplozoon paradoxum*** **(Polyopisthocotylea, Diplozoidae).**

Images de microscopie électronique à balayage (clichés N. Le Brun). A. Image de l'organisme formé de 2 individus en accouplement permanent. B. Hapteur.

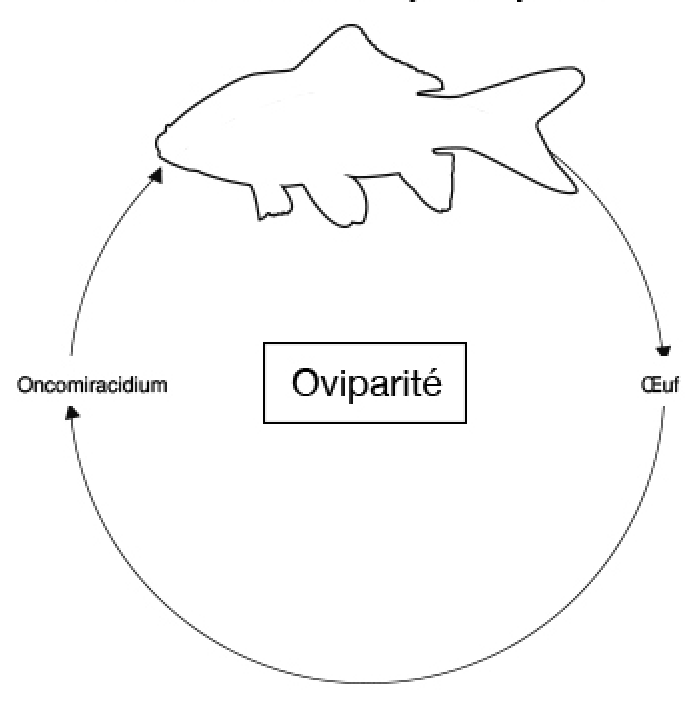


Figure 122. Cycle biologique général des monogènes.

Tableau 13. Panorama des monogènes ichthyoparasites, de leurs biotope, aire géographique, hôtes et microhabitat (établi en collaboration avec L. Euzet et J.L. Justine).

Sous-classe	**Famille**	**Genres / espèces (1)**	**Milieu et aire géographique**	**Groupes d'espèces e hôtes**
Monopisthocotylea	Acanthocotylidae	1/3	Marin : Atlantique et Pacifique (États-Unis), Méditerranée	Elasmobranches, Myxiniformes, flétan (branchies, tégument)
	Ancyrocephalidae*	75 / 200	Tous : mondiale	Téléostéens (sphère b cavités nasales, estom olfactifs, reins, uretère urinaire)
	Bothitrematidae	75 / 200	Tous : mondiale	Téléostéens (branchie olfactifs, nageoires)
	Calceostomatidae	1 / 1	Tous : mondiale	Téléostéens (branchie uretères, vessie urinai
	[illegible]	[illegible]	Marin :	Téléostéens, Elasmob

Capsalidae*	23 / 66	mondiale	(tégument, nageoires, bucco-branchiale)
Dactylogyridae*	11 / 200	Dulçaquicole : mondiale	Téléostéens (branchie
Dionchidae	1 / 3	Marin : océan Indien, Atlantique nord	Téléostéens (branchie tégument) ; L : Elasmobranches
Diplectanidae*	22 / 220	Tous : mondiale	Téléostéens (branchie
Gyrodactylidae*	16 / 500	Tous : mondiale	Téléostéens (tégumen nageoires, sphère bran sacs olfactifs)
Loimoidae	3 / 3	Marin : Atlantique nord, Indien	Téléostéens (branchie
Microbothriidae	3 / 3	Marin : Atlantique nord, Nouvelle Zélande, Japon	Elasmobranches (tégu
Monocotylidae*	3 / 14	Marin : mondiale	Elasmobranches (tégu sphère branchiale, sac olfactifs, rectum, ovid Holocéphales
Protogyrodactylidae	12/ 2	Tous : Pacifique, sous-région	Téléostéens (sphère br tégument, sacs olfacti

* développé dans le texte ; (1) nombre minimum de genres et d’espèces ; (2) microhabitat - sauf mention particulière, présence d’adultes, et, parfois seulement, de larves L.

Les monopisthocotyles, Monopisthocotylea Odhner, 1912

Les monopisthocotyles, riches de plus d’une quinzaine de familles, possèdent un hapteur comportant une ou deux paires de crochets et 14 à 16 crochetons périphériques, ainsi qu’un organe adhésif glandulaire antérieur, avec souvent, des taches oculaires. Sept familles sont présentées ci-après : celles des **Ancyrocephalidae**, **Capsalidae**, **Dactylogyridae**, **Pseudodactylogyridae**, **Diplectanidae**, **Gyrodactylidae** et **Monocotylidae**.

Les ancyrocéphalidés, Ancyrocephalidae Bychowsky, 1937

Ces vers possèdent : un hapteur à 14 crochetons marginaux et 4 crochets (2 dorsaux et 2 ventraux) avec 3 barres transversales ; 3 paires d'organes céphaliques (zones glandulaires) ; des taches oculaires présentes ou absentes. Parasites des poissons marins et dulçaquicoles, ils se rencontrent au niveau du tégument, de la cavité branchiale, des branchies, des narines et, pour certaines espèces de poissons, au niveau des uretères et de la vessie urinaire (figure 123).

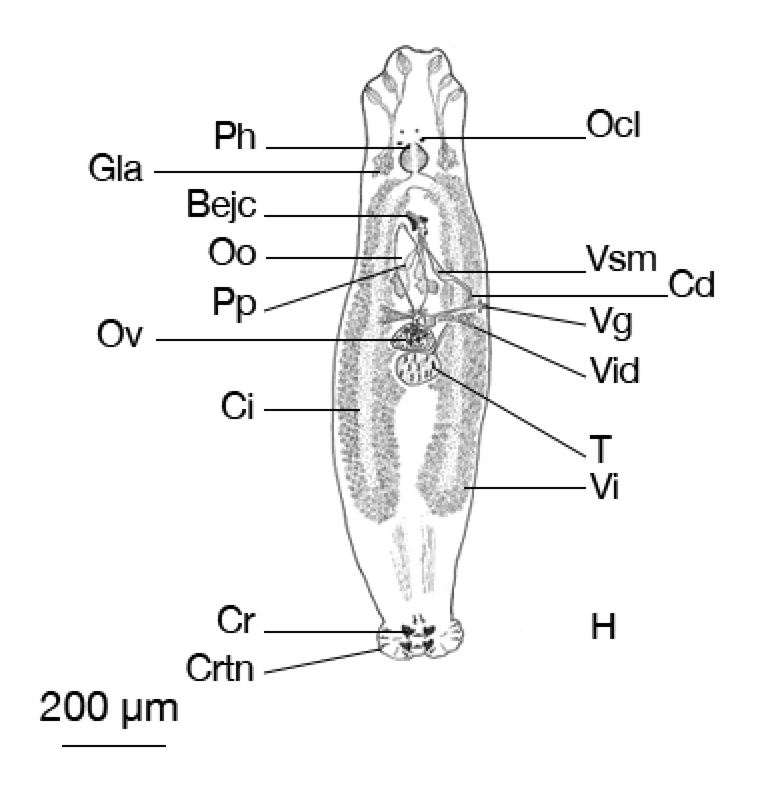


Figure 123. ***Ancyrocephalus paradoxus*** **(Monopisthocotylea, Ancyrocephalidae).**

Individu isolé du sandre *Sander lucioperca.* Dessin original de L. Euzet.

Bejc, bulbe éjaculateur ; Cd, canal déférent ; Ci, cæcum intestinal ; Cr, crochets ; Crtn, crochetons ; Gla, glandes antérieures ; H, hapteur ; Ocl, ocelle ; Oo, ootype ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Pr, prostate ; T, testicule ; Vg, vagin ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vsm, vésicule séminale.

Les capsalidés, Capsalidae Baird, 1858

Chez ces vers, le hapteur, en forme de cupule ventrale simple ou subdivisée par des cloisons musculaires, est armé ou non de 3 paires de crochets et de 14 crochetons marginaux. Deux ventouses antérieures ou 2 organes glandulaires sont présents (figure 124). Whittington (2004) en annonce environ 200 espèces et 45 genres répartis en 9 sous-familles. Ils parasitent les branchies, la cavité buccale et les téguments de téléostéens marins, d'élasmobranches et d'acipenséridés. *Neobenedenia monticelli*MacCallum, 1927, fréquemment rencontré chez le mulet *Mugil cephalus*, y compris en élevage, en est un exemple, bien qu'il apparaisse atypique du fait de sa faible spécificité d'hôte ; il a été observé sur plus de 100 espèces de poissons, tant captifs que sauvages.

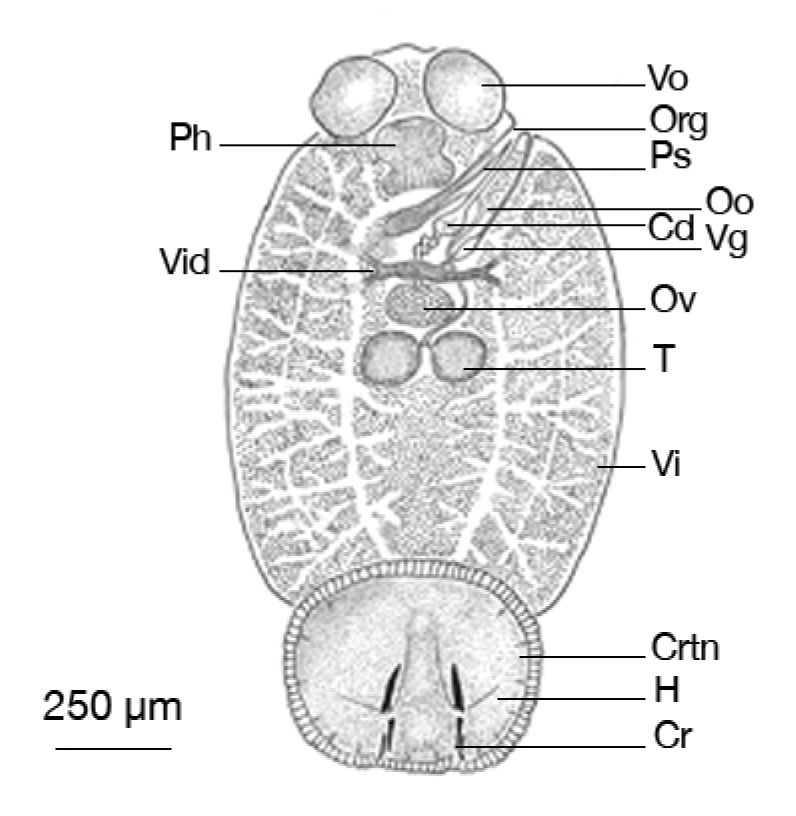


Figure 124. *Benedenia monticelli* (Monopisthocotylea, Capsalidae).

Individu isolé du mulet *Mugil céphalées*. Dessin original de L. Euzet.

Cd, canal déférent ; Cr, crochets ; Crtn, crochetons ; H, hapteur ; Oo, ootype ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Ps, pénis ; T, testicule ; Vg, vagin ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vo, ventouse orale.

Les dactylogyridés, Dactylogyridae Yamaguti, 1963

Parfois placés dans l'ordre des **Dactylogyridea** Bychowsky, 1937, les dactylogyridés sont de petits vers qui possèdent un grand hapteur pourvu de 2 crochets dorsaux, avec ou sans barre transversale, et de 14 crochetons. La région antérieure comporte une zone glandulaire adhésive, des ventouses latérales ou une pseudoventouse et des taches oculaires, présentes ou absentes (figure 125). Ces monogènes, au stade adulte, sont des parasites branchiaux. Dans le genre *Dactylogyrus* Diesing, 1850, Gibson *et al.* (1996) dénombraient déjà 970 espèces, et Hoffman (1999) en comptait 174 pour les seuls poissons d'Amérique du Nord. Les dactylogyridés parasitent les branchies de téléostéens d'au moins 28 familles dont celle des cyprinidés qui héberge 95 % des espèces. *D. vastator* Nybelin, 1924, qui atteint la carpe et le carassin doré *Carassius auratus*, est fréquemment évoqué comme pathogène d'extension mondiale.

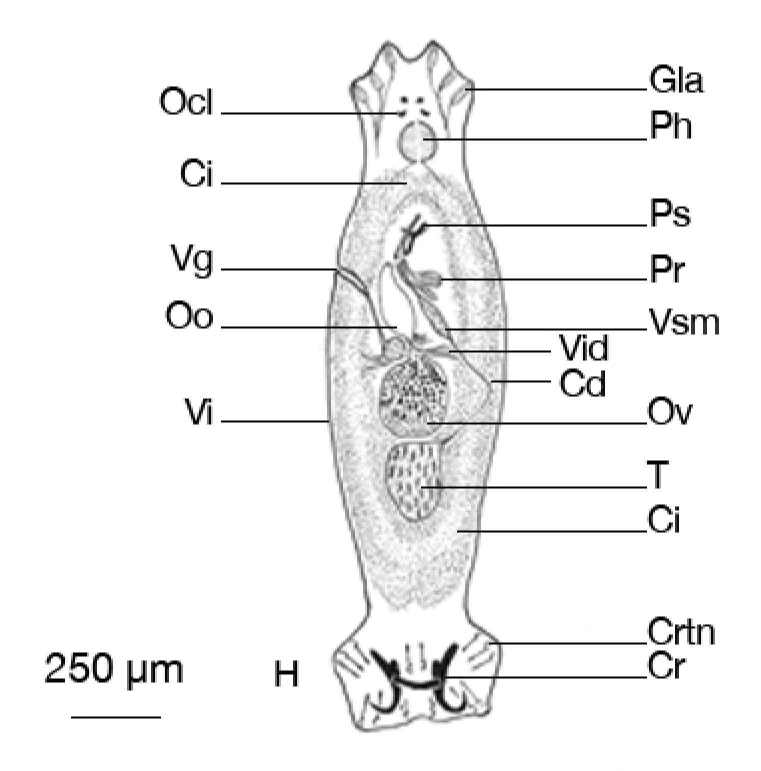


Figure 125. ***Dactylogyrus*** **sp. (Monopisthocotylea, Dactylogyridae).**

Dessin original de L. Euzet.

Cd, canal déférent ; Ci, cæcum intestinal ; Cr, crochets ; Crtn, crochetons ; Gla, glandes antérieures ; H, hapteur ; Ocl, ocelle ; Oo, ootype ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Pr, prostate ; Ps, pénis ; T, testicule ; Vg, vagin ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vsm, vésicule séminale.

Les pseudodactylogyridés, Pseudodactylogyridae Le Brun, Lambert et Justine, 1986

Le genre *Pseudodactylogyrus* Price 1938, dont les 2 crochets sont ventraux, est impliqué dans des maladies survenues dans les élevages d'anguille européenne *A. anguilla* (Buchmann *et al.* 1987). Ces maladies font suite à la translocation, en ex-URSS, puis en Europe occidentale à partir de l'Extrême-Orient, d'*A japonica*, hôte naturel des espèces de monogènes en cause (Buchmann, 1989).

Les diplectanidés, Diplectanidae Bychowsky, 1957

Ces monogènes se caractérisent par : un hapteur muni de 4 crochets (2 dorsaux et 2 ventraux) avec 3 barres transversales (2 dorsales et 1 ventrale) et de 14 crochetons marginaux ; 2 organes adhésifs en avant du hapteur (1 ventral et 1 dorsal) formant le squamodisque ; des taches oculaires présentes ou absentes (figure 126). Ces monogènes affectent les téguments et branchies de téléostéens marins. *Diplectanum aequans* Wagener, 1857, chez le bar *D. labrax*, en est un exemple fréquent (voir Les affections de la sphère branchiale ⮊).

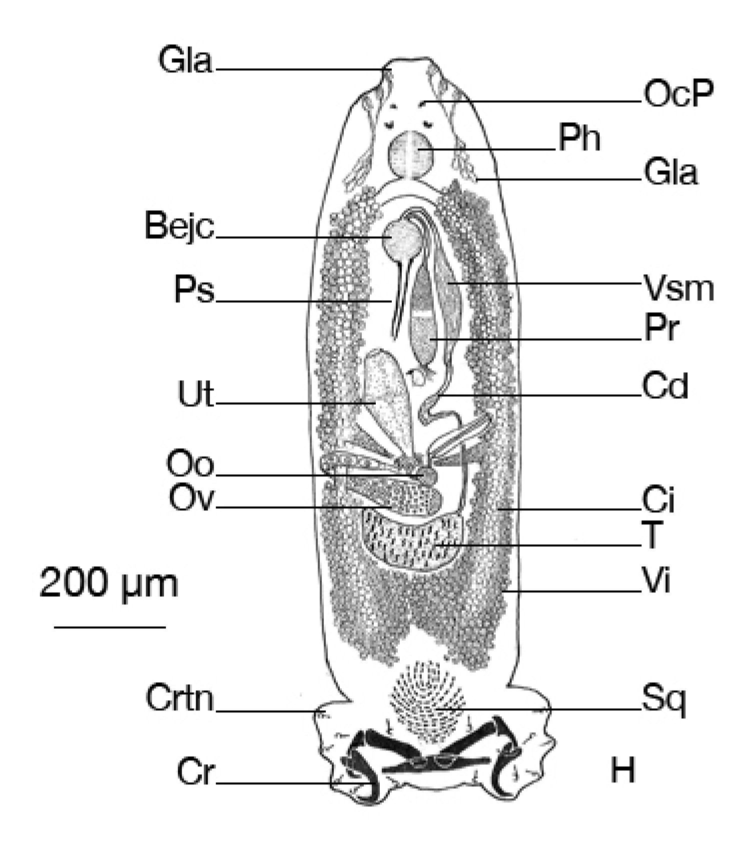


Figure 126. ***Diplectanum aequans*** **(Monopisthocotylea, Diplectanidae).**

Dessin original de L. Euzet.

Bejc, bulbe éjaculateur ; Cd, canal déférent ; Ci, cæcum intestinal ; Cr, crochets ; Crtn, crochetons ; Gla, glandes antérieures ; H, hapteur ; Ocl, ocelle ; Oo, ootype ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Pr, prostate ; Ps, pénis ; Sq, squamodisque ; T, testicule ; Ut, utérus ; Vi, vitellogènes ; Vsm, vésicule séminale.

Les gyrodactylidés, Gyrodactylidae Cobbold, 1864

Les gyrodactylidés comptent parmi les plus petits des monogènes, dépassant rarement une longueur de 300 µm. Ils se caractérisent par : un hapteur muni de 2 crochets comportant 1 barre transversale ventrale, dotée d’un bouclier, et 1 barre dorsale ; 16 crochetons périphériques ; les crochets de l’embryon sont visibles dans le corps du ver parent ; taches oculaires absentes (figures 119, 120 et 127). Les gyrodactylidés sont, en général, vivipares, mais un nombre croissant d’espèces ovipares est signalé chez des poissons-chats au Brésil. Néanmoins, la viviparité est toujours dominante

chez les gyrodactylidés et leur confère un avantage certain pour engendrer des infestations branchio-tégumentaires pouvant être graves (voir L'altération de l'état général). L'épidémie de gyrodactylose à *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1956, qui a frappé les populations de saumon atlantique en Norvège, en constitue l'exemple le plus significatif (Johnsen et Jensen, 1991 ; Bakke *et al.*, 2007). De plus, l'impact des gyrodactyles sur l'aquaculture paraît actuellement en expansion dans le monde (Jalali *et al.*, 2005 ; You *et al.*, 2006 ; Bakke *et al.*, 2007). Les gyrodactyles sont supposés être oïoxènes et, de ce fait, on pourrait s'attendre à ce que se trouvent décrites autant d'espèces de vers que d'espèces de poissons hôtes sensibles. Pour l'instant, plus de 16 genres et 500 espèces ont été décrits, dont 400 espèces du genre *Gyrodactylus* Von Nordmann, 1832 (Harris *et al.*, 2004). En 1999, Hoffman dénombrait déjà 132 espèces chez les seuls poissons nord-américains. Le choc produit par la gyrodactylose à *G. salaris* dans les milieux professionnels et scientifiques a engendré un très grand nombre de travaux qui ont fait de cet organisme en particulier et des gyrodactylidés en général, les monogènes les mieux connus (Bakke *et al.*, 2007).

Figure 127. *Gyrodactylus* sp. (Monopisthocotylea, Gyrodactylidae).

Dessin original de L. Euzet.

Ci, cæcum intestinal ; Cop, appareil copulateur ; Cr, crochets ; Crtn, crochetons ; Emb I, II, III, embryons de 1ère, 2e et 3e générations ; Gla, glandes antérieures ; H, hapteur ; Oeph, œsophage ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; T, testicule ; Ut, utérus ; Vi, vitellogènes.

Les monocotylidés, Monocotylidae Taschenberg, 1879

Les monocotylidés possèdent : un hapteur en cupule ventrale, divisé en logettes par des cloisons musculaires et comportant une paire de crochets et 14 crochetons marginaux ; une ventouse ou deux zones glandulaires antérieures ; des taches oculaires présentes ou absentes. Les monocotylidés infectent les élasmobranches au niveau des téguments, de la sphère branchiale et des sacs olfactifs, mais aussi du rectum et des oviductes, ainsi que les holocéphales. *Thaumatocotyle concinna* Scott, 1904, provenant de la raie pastenague *Dasyatis pastinaca*, illustre ce groupe de monogènes (figure 128).

Figure 128. *Thaumatocotyle concinna* (Monopisthocotylea, Monocotylidae).

Sujet isolé de la raie pastenague *Dasyatis pastinaca*. Dessin original de L. Euzet.

Bejc, bulbe éjaculateur ; Cd, canal déférent ; Ci, cæcum intestinal ; Cr, crochets ; Crtn, crochetons ; Gla, glandes antérieures ; H, hapteur ; Loc, loculus ; Ocl, ocelle ; Oo, ootype ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Ps, pénis ; T, testicule ; Vg, vagin ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vsm, vésicule séminale.

Les polyopisthocotyles, Polyopisthocotylea Odhner, 1912

Les polyopisthocotyles se reconnaissent à leur taille relativement grande, à leur hapteur très développé, portant de 4 à de nombreuses paires de pinces, mais généralement dépourvu de crochetons, à l'absence d'yeux, à l'abondance des follicules vitellins, à la présence d'un canal génito-intestinal et aux ramifications des branches intestinales distribuées de chaque côté du corps. Le développement est ovipare. Les polyopisthocotyles comprennent au moins 27 familles de parasites branchiaux dulçaquicoles et marins, que la morphologie du hapteur rend spécialement aptes au maintien sur les lamelles branchiales (tableau 13). Sept familles, **Diclidophoridae**, **Diplozoidae**,**Discocotylidae**, **Hexabothriidae**, **Hexostomatidae**, **Mazocraeidae** et **Microcotylidae**, sont brièvement présentées ci-après.

Les diclidophoridés, Diclidophoridae Cerfontaine, 1895

Le corps, en général rétréci antérieurement, porte un hapteur muni de 4 paires de pinces pédicellées à squelette du type « diclidophora » plus ou moins dissymétrique et, souvent, une languette postérieure avec 1 ou 2 paires de crochets. L'ouverture buccale, antérieure, présente 2 petites ventouses latérales et les branches intestinales ramifiées s'unissent postérieurement. L'orifice génital est armé et le vagin est présent (1 ou 2) ou absent (figure 129). Les diclidophoridés infestent les téléostéens marins (voir Les affections de la sphère branchiale).

Figure 129. *Choricotyle chrysophrii* (Polyopisthocotylea, Diclidophoridae).

Dessin original de L. Euzet.

Cd, canal déférent ; Cop, appareil copulateur ; Gi, canal génito-intestinal ; Lgp, languette postérieure ; Oo, ootype ; Ov, ovaire ; Pce, pince ; Ph, pharynx ; Rs, réceptacle séminal ; T, testicule ; Ut, utérus ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vo, ventouse orale.

Les diplozoïdés, Diplozoidae Palombi, 1949

Ces organismes, en forme de X**,** sont composés de deux individus soudés (diplozoon = animal double) en état de copulation croisée permanente. Chaque individu a un hapteur à 4 paires de pinces dont le squelette est voisin du type « microcotyle ». Les branches intestinales sont ramifiées et les follicules vitellins très développés dans la partie postérieure de chaque individu (figure 121). L'œuf, ovoïde, a un long filament polaire. Ils parasitent les branchies des téléostéens dulçaquicoles (voir Les affections de la sphère branchiale).

Les discocotylidés, Discocotylidae Price, 1936

Le corps est allongé et le hapteur, symétrique, porte 4 paires de pinces du type « microcotyle » et 2 hamuli entre les pinces postérieures. L'orifice buccal antérieur a 2 petites ventouses et les branches intestinales ramifiées ne sont pas unies postérieurement. L'orifice génital est inerme et les vagins sont unis en V sur le plan médian (figure 130). Les discocotyles sont parasites dulçaquicoles des salmonidés. *Discocotyle sagittata* (Leuckart, 1842) Diesing, 1850 illustre les caractères de la famille.

Figure 130. *Discocotyle sagittata* (Polyopisthocotylea, Discocotylidae).

Dessin original de L. Euzet.

Cd, canal déférent ; Gi, canal génito-intestinal ; H, hapteur ; Ha, hamulus ; Oo, ootype ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Pce, pince ; Ph, pharynx ; T, testicule ; Ut, utérus ; Vg, vagin ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vo, ventouse orale.

Les hexabothriidés, Hexabothriidae Price, 1942

Leur corps allongé comporte un hapteur à 3 paires de ventouses égales ou non, munies chacune d'un sclérite en demi-cercle à pointe aiguë ; un appendice postérieur terminé par 2 petites ventouses allongées, inermes, ainsi qu'une paire de crochets entre ces ventouses. La bouche s'ouvre en une ventouse apicale et les branches intestinales, ramifiées et unies postérieurement, se prolongent dans le hapteur et l'appendice postérieur. L'orifice génital médio-ventral est armé ou non et a 2 ouvertures vaginales

latérales (figure 131). Les hexabothriidés sont des parasites des élasmobranches et holocéphales.

Figure 131. ***Rajonchocotyle emarginata*** **(Polyopisthocotylea, Hexabothriidae).**

Dessin original de L. Euzet.

App, appendice ; Cd, canal déférent ; Ci, cæcum intestinal ; Cop, appareil copulateur ; Cr, crochets ; Gi, canal génito-intestinal ; Ha, hamulus ; Oo, ootype ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Rs, réceptacle séminal ; T, testicule ; Ut, utérus ; V, ventouse, Vg, vagin ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vo, ventouse orale.

Les hexostomatidés, Hexostomatidae Price, 1936

Le corps est allongé, symétrique et rétréci à l'extrémité antérieure. Le hapteur a : 4 paires de pinces musculaires sessiles, égales ou inégales ; un squelette des pinces réduit à 3 petits sclérites alignés transversalement, les latéraux en 2 parties contiguës ; 2 crochets entre les pinces postérieures. L'ouverture buccale, minuscule, a 2 ventouses et les branches intestinales ramifiées s'anastomosent en réseau ; l'orifice génital ventral est inerme et le vagin, médio-dorsal, marqué par 2 petites plaques sclérifiées. *Hexostoma euthynni* de la Roche, 1811 (figure 132) représente les hexostomatidés, parasites de téléostéens marins.

Figure 132. ***Hexostoma euthynni*** **(Polyopisthocotylea, Hexostomatidae).**

Dessin original de L. Euzet.

Cd, canal déférent ; Gi, canal génito intestinal ; H, hapteur ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Pce, pince ; Ph, pharynx ; Scl, sclérite ; T, testicule ; Ut, utérus ; Vg, vagin ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vo, ventouse orale.

Les mazocréïdés, Mazocraeidae Price, 1936

Ces vers sont de petite taille avec le corps parfois asymétrique. Le hapteur possède : 4 paires de pinces ou 4 pinces de chaque côté de la moitié postérieure du corps ; un squelette de pinces de type « mazocraes » ; plusieurs sclérites médians développés ; une languette postérieure à 2 paires de crochets généralement présente. Les branches intestinales sont ramifiées ; l'orifice génital, médio-ventral, est armé et le vagin présent (1 ou 2) ou absent. Les mazocréïdés parasitent des téléostéens et sont

représentés ici par *Pseudanthocotyloides heterocotyle* (van Beneden, 1871) Euzet et Prost, 1969 (figure 133).

Figure 133. *Pseudanthocotyloides heterocotyle* (Polyopisthocotylea, Mazocraeidae).

Dessin original de L. Euzet.

Cd, canal déférent ; Gi, canal génito intestinal ; H, hapteur ; I, intestin ; Lgp, languette postérieure ; Oo, ootype ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Pce, pince ; Ph, pharynx ; T, testicule ; Ut, utérus ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vo, ventouse orale.

Les microcotylidés, Microcotylidae Taschenberg, 1879

Leur corps est allongé, symétrique ou non. Le hapteur, développé, porte 2 rangées de nombreuses pinces au squelette du type « microcotyle » et, parfois, une languette postérieure avec 1 ou 2 paires de crochets. Les branches intestinales sont unies postérieurement ou non. L'orifice génital médio-ventral est inerme, armé ou avec un pénis sclérifié, tandis que le vagin est médio-dorsal, parfois médio-ventral ou à 2 ouvertures latérales (figure 134). Les microcotylidés parasitent des téléostéens dulçaquicoles et marins. *Atrispinum salpae* Parona et Perugia, 1890 est l'exemple choisi pour illustrer les microcotylidés (voir Les affections de la sphère branchiale).

Figure 134. *Atrispinum salpae* (Polyopisthocotylea, Microcotylidae).

Dessin original de L. Euzet.

Cd, canal déférent ; Cop, appareil copulateur ; Gi, canal génito intestinal ; H, hapteur ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Pr, prostate ; T, testicule ; Ut, utérus ; Vg, vagin ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte ; Vo, ventouse orale.

Les trématodes, Trematoda Rudolphi 1808

Les trématodes (figure 135) sont des vers acœlomates en forme de feuille, d'une taille en général inférieure à 40 mm, et qui portent 1 ou 2 ventouses (buccale et ventrale). Ils ont habituellement un tube digestif bifide (2 cæcums) et le plus souvent sans anus, un appareil excréteur protonéphridien avec vessie excrétrice postérieure, et ils sont dépourvus d'appareils circulatoire et respiratoire (vie en anaérobiose). Leur système nerveux comprend un collier péri-œsophagien d'où partent six troncs

nerveux longitudinaux reliés par des anastomoses transverses. L'appareil reproducteur largement développé est, en général, hermaphrodite. Les trématodes évoluent selon un cycle biologique plus ou moins complexe, mais comportant toujours un mollusque, hôte intermédiaire (figure 136). La classe comporte deux sous-classes d'effectifs inégaux, celles des **Aspidogastrea** (80 espèces) et des **Digenea** (plus de 18 000 espèces selon Cribb *et al.* 2001), mésoparasites ou endoparasites de vertébrés au stade adulte.

Figure 135. Diagramme schématique de l'organisation des digènes.

B, bouche ; C, cæcum ; CLau, canal de Laurer ; Cop, appareil copulateur ; Def, *vas deferens* ; Ef, *vas efferens* ; Ep, Épines ; GMeh, glande de Mehlis ; Mtr, métraterme ; Oeph, œsophage ; Oo, ootype ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Pcir, poche du cirre ; Pex, pore excréteur ; Ph, pharynx ; Rs, réceptacle séminal ; T, testicule ; Ut, utérus ; Ve, vessie excrétrice ; Vi, vitellogènes ; Vo, ventouse orale ; Vse, vésicule séminale externe ; Vsi, vésicule séminale interne ; Vv, ventouse ventrale (acetabulum).

Figure 136. Cycle biologique des trématodes.

Les aspidogastres, Aspidogastrea Faust et Tang, 1936

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Bilateria ; Acoelomata ; Platyhelminthes ; Trematoda

Caractéristiques communes aux aspidogastres

Les aspidogastres sont un taxon de trématodes anciens. Ces vers, au corps glabre, ont une face dorsale convexe et une face ventrale plane qui porte un organe adhésif (disque adhésif) constitué, soit d'une rangée de ventouses, soit de nombreux sillons transversaux (rugas), soit de 3 ou 4 rangées d'alvéoles. Leur face ventrale donne à ces organismes un aspect caractéristique (figure 137). Les aspidogastres possèdent en outre : des corps marginaux (ampoules contenant des sécrétions, situées entre les alvéoles marginales) pouvant être absents ; un pharynx bien développé, suivi d'un intestin généralement monocæcal, sauf chez les rugogastéridés ; un système protonéphridien débouchant vers l'arrière. L'appareil génital comporte : un ovaire pré-testiculaire ; un, deux ou de nombreux testicules ; une poche du cirre présente ou absente ; un gonopore s'ouvrant dans la

partie antérieure du corps ; un canal de Laurer souvent présent et parfois aveugle ; un utérus pelotonné s'étendant en avant et en arrière de l'ovaire ; des formations vitellines latérales, s'anastomosant en région postérieure.

Figure 137. *Lobatostoma kemostoma* (Aspidogastridae, Aspidogastrinae).

Individu issu de l'intestin du téléostéen *Trachinotuscarolinus* : vue latérale droite du ver qui masque la 4e rangée d'alvéoles. D'après MacCallum et MacCallum, 1913.

B, bouche ; CLau, canal de Laurer ; Eb, entonnoir buccal ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Pph, pré-pharynx ; Rs, réceptacle séminal ; T, testicule ; Ut, utérus ; Vi, vitellogènes.

Les cycles biologiques connus impliquent des mollusques et des hôtes vertébrés, facultatifs ou obligatoires (figure 136), et ne comportent pas de phase de multiplication larvaire (donc un œuf donne un seul juvénile). Les aspidogastres sont mésoparasites de mollusques, de poissons cartilagineux, parfois de téléostéens et de reptiles (tortues), mais l'infestation est sans conséquence clinique. Deux revues (Dollfus, 1958 ; Rohde, 1994) renseignent complètement sur le groupe dont la classification a été actualisée (Rohde, 2002). Aux termes de cette dernière, les aspidogastres comptent 4 familles : **Aspidogasteridae**, **Multicalycidae**, **Rugogasteridae** et **Stichocotylidae**, l'ensemble représentant 12 genres.

Les aspidogastres ichthyoparasites

Les aspidogastéridés, Aspidogasteridae (ou Aspidogastridae) Poche, 1907

Les aspidogastéridés ont les caractères généraux de la sous-classe, leurs caractères de famille étant : disque adhésif à 3 ou 4 rangées d'alvéoles ; ovaire à mi-corps ou plus postérieur ; 1 ou 2 testicules ; canal hermaphrodite présent ou absent. Leurs 3 sous-familles comportent des ichthyoparasites. Les **Aspidogasterinae** Chauhan, 1954 (canal hermaphrodite absent, 4 rangées d'alvéoles dans le disque adhésif) ont 2 de leurs 5 genres ichthyoparasites : *Lobatostoma* Eckmann, 1932 (lobes céphaliques, un seul testicule, poche du cirre présente) se rencontre chez des téléostéens et des mollusques marins de la côte est des États-Unis, de la sous-région antillaise et des îles Galapagos (figure 137) ; *Aspidogaster* Baer, 1827 (comme le genre précédent, mais sans lobes céphaliques)

parasite en milieu dulçaquicole nombre de téléostéens, sans préjudice de divers mollusques et tortues ; son aire géographique est mondiale. Les **Cotylaspidinae** Chauhan, 1954 (disque à 3 rangées d'alvéoles longitudinales, 1 ou 2 testicules, poche du cirre présente ou absente) parasitent des mollusques, téléostéens et tortues ; un de leurs 3 genres, *Cotylogaster* Monticelli, 1892 (figure 138), est trouvé chez des sparidés (genre *Cantharus*), en Méditerranée. Enfin, les **Rohdellinae** Gibson et Chinabut, 1984 (canal hermaphrodite présent, disque adhésif à 3 rangées d'alvéoles longitudinales) sont, avec leur unique genre *Rohdella*Gibson et Chinabut, 1984,+ des parasites d'espèces de poissons dulçaquicoles de la sous-région indo-indochinoise.

Figure 138. *Cotylogaster occidentalis* (Aspidogastridae, Cotylaspidinae).

Sujet issu de l'intestin du téléostéen *Aplodinotus grunniens* : vue latérale droite, la 3e rangée d'alvéoles est du côté gauche. D'après Nickerson, 1902.

Cd, cône dorsal ; Eb, entonnoir buccal ; Sad, sole adhésive.

Les multicalycidés, Multicalycidae Gibson et Chinabut, 1984

Dans cette famille, un seul genre, *Multicalyx* Faust et Tang, 1936. Ses caractères sont : disque adhésif portant une seule rangée de profonds alvéoles séparés par des cloisons transversales (figure 139) ; cloisons portant des appendices pédiculaires autour des ouvertures des organes marginaux ; ovaire pré-testiculaire très en arrière ; testicule unique. Ces aspidogastres marins ont été trouvés dans le tube digestif et ses annexes biliaires, chez des holocéphales (*Chimaera monstrosa* et *Callorhynchus*) des sous-régions australienne et néo-zélandaise, ainsi que chez des élasmobranches rajiformes (*Rhinoptera*, *Rhinobatos*) des eaux norvégiennes atlantiques et de la sous-région néo-zélandaise.

Figure 139. *Multicalyx elegans* (Aspidogastrea, Multicalycidae).

Sujet provenant de la vésicule biliaire d'une chimère : A, vue latérale gauche montrant les appendices pédiculés ; B, schéma du disque adhésif en vue ventrale, montrant la rangée d'alvéoles unique.

Ov, ovaire ; Vi, vitellogènes.

Les rugogastéridés, Rugogasteridae Schell, 1973

Les caractères spécifiques sont : face ventrale faite d'un seul rang de rugas débutant après la ventouse orale très antérieure (figure 140) ; intestin à 2 cæcums ; ovaire pré-testiculaire en région antérieure ; testicules nombreux ; poche du cirre présente ; pore génital ventral près de la bifurcation intestinale ; utérus remplissant largement le corps ; œufs nombreux. Le seul genre, *Rugogaster* Schell, 1973, a été trouvé dans les glandes rectales d'holocéphales (*Hydrolagus colliei*) de la côte pacifique des États-Unis (Pudget Sound).

Figure 140. *Rugogaster hydrolagi* (Aspidogastrea, Rugogasteridae).

Individu issu des glandes rectales d'un Holocéphale *Hydrolagus colliei*. Face ventrale montrant l'organe adhésif constitué de rugas. D'après Schell, 1973.

Les stichocotylidés, Stichocotylidae Faust et Tang, 1936

Un seul genre dans cette famille, *Stichocotyle*Cunningham, 1884, parasite intestinal d'élasmobranches (*Raja clavata* et *R. laevis*) de la côte atlantique des États-Unis. Les caractères sont les suivants : ver long (jusqu'à 100 mm étendu, à l'état adulte) avec sur la face ventrale une seule rangée de ventouses séparées (jusqu'à une trentaine) ; 2 testicules (figure 141).

Figure 141. *Stichocotyle nephropis* (Aspidogastrea, Stichocotylidae).

A. Moitié antérieure d'un adulte originaire de la vésicule biliaire d'une raie *Raja clavata* en vue ventrale montrant les ventouses. B. Partie postérieure.

GMeh, glande de Mehlis ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Rs, réceptacle séminal ; T, testicule ; Ut, utérus ; Ve, vessie excrétrice ; Vi, vitellogènes ; Vid, vitelloducte.

Les digènes, Digenea Carus, 1863

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Bilateria ; Acoelomata ; Platyhelminthes ; Trematoda

Caractéristiques communes aux digènes

Les digènes sont des trématodes (figure 135) d'une longueur le plus souvent comprise entre 2 et 50 mm et possédant, en général, 2 ventouses musculeuses : l'une (ventouse orale) entourant la bouche et l'autre

(acetabulum) située plus en aval en position ventrale, avec toutefois de nombreuses possibilités de variation. Leur surface corporelle est généralement tapissée de petites épines. Le tube digestif est, le plus souvent, dépourvu d'anus. L'appareil reproducteur est hermaphrodite, sauf chez les aporocotylidés (syn. sanguinicolidés) et certains didymozoïdés. L'appareil mâle possède généralement deux testicules, deux spermiductes, une vésicule séminale, une prostate et un cirre, les trois derniers éléments étant totalement ou partiellement contenus dans la poche du cirre, ou encore libres dans le parenchyme. L'appareil femelle comporte, habituellement, un ovaire, un oviducte, un réceptacle séminal, une glande coquillière (ootype entouré de la glande de Mehlis) et un utérus (figure 135). Les digènes ont la caractéristique commune d'évoluer en décrivant un cycle hétéroxène impliquant 2, 3, voire 4 hôtes dont le premier est toujours un mollusque (pulmoné, lamellibranche ou prosobranche), chez lequel le ver réalise une phase d'intense multiplication asexuée, amplification qui élève le risque d'infestation de l'hôte définitif, ici, un poisson.

Le cycle évolutif (figure 136) est, en général, le suivant : l'éclosion de l'œuf dans l'eau libère une larve nageuse, le miracidium ; cette dernière pénètre dans les tissus d'un mollusque et, au travers de stades successifs d'alternance variable (sporocystes ou rédies), s'y multiplie pour aboutir aux nouvelles formes libres que sont les cercaires ; selon le cycle du ver, la cercaire, ou bien infecte, par effraction, l'hôte définitif (cycle di-hétéroxène des trématodes sanguins ou tégumentaires), ou bien s'implante dans le deuxième hôte intermédiaire qui est un vertébré ou un invertébré (mollusque, insecte, crustacé, annélide), ou s'enkyste dans le milieu extérieur sur un végétal ; la cercaire devient alors métacercaire ; quand le deuxième hôte intermédiaire est ingéré par l'hôte définitif, la métacercaire s'y transforme en ver adulte (cycle tri-hétéroxène qui représente la situation la plus générale des digénoses digestives). Une évolution impliquant 4 hôtes se rencontre parfois : la cercaire ne s'enkyste pas dans le deuxième hôte intermédiaire, elle perd sa queue et demeure dans ce dernier jusqu'à ce qu'il soit ingéré par le troisième hôte chez lequel elle devient métacercaire. L'hôte définitif est alors le quatrième hôte.

Les digènes forment le groupe le plus vaste des métazoaires parasites internes. Selon Cribb *et al.,* 2001, la sous-classe serait riche de plus de

18 000 espèces, réparties en 150 familles et plus de 2 700 genres qui ont fait l'objet de descriptions morphologiques. Plus de la moitié des espèces de digènes décrites sont ichthyoparasites, soit au stade adulte, soit comme métacercaires. Ces dernières ont leurs adultes parasites de mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens, ou même, de poissons. Au plan ichthyopathologique, ce sont elles qui ont un impact sur la production piscicole.

Pour montrer la variété des digènes qui peuvent se rencontrer au cours des examens diagnostiques de poissons, nous en présentons un panorama (tableau 14). Le tableau inclut les digènes ichthyoparasites décrits à ce jour, d'une part au stade adulte et, d'autre part au stade métacercaire, et comprend ainsi 22 super-familles sur les 25 que compte la sous-classe. Trois super-familles ne comportant pas d'ichthyoparasites, les Brachylaimoidea Joyeux et Foley, 1930, les Cyclocoeloidea Stossich, 1902 et les Heronimoidea Ward 1917, ne figurent donc pas au tableau. De même dans les super-familles citées, nous ne comptabilisons que les familles, sous-familles et genres comportant des ichthyoparasites reconnus. Au niveau des super-familles nous indiquons le nombre de familles comportant des ichthyoparasites par rapport à leur nombre total, et au niveau des sous-familles et genres seulement le nombre de groupes ichthyoparasites, sans considération du nombre total de taxons dans ces groupes.

Les digènes sont présentés selon un groupement prenant en compte les résultats issus des méthodes moléculaires et ceux de l'helminthologie classique, tels qu'ils apparaissent dans les ouvrages de Gibson *et al.* (2002), Jones *et al.* (2005), Bray *et al.* (2008) et les travaux de King et Scholz (2001) et Olson *et al.* (2003). Nous avons aussi utilisé les révisions de Schell (1985), spécialement en ce qui concerne les cycles biologiques et les cercaires. Les mises en synonymie de Gibson *et al.* (2002), Jones *et al.* (2005) et Bray *et al.* (2008) ont entraîné la disparition de nombre d'appellations figurant dans l'ouvrage de Yamaguti (1971). Le tableau donne un aperçu des milieux et zones géographiques dans lesquels ont été décrits des membres des familles citées, de la forme ichthyoparasitaire (larve ou adulte) affectant telle famille ou tel groupe d'espèces hôtes, ainsi que des organismes hébergeant les adultes et les larves (métacercaires) portés par les poissons.

Tableau 14. Panorama des digènes ichthyoparasites, de leurs biotope, aire géographique, stades parasitaires, hôtes et microhabitat. D'après Yamaguti, 1971, 1975 ; King et Scholz, 2001 ; Gibson *et al.*, 2002 ; Olson *et al.*, 2003 ; Jones *et al.*, 2005 ; Bray *et al.*, 2008 ; et avec la collaboration de C. Bayssade-Dufour.

Super-famille	(1)	Famille	(2)	Milieu et aire géographique	Groupes d'esp espèces-hôtes	
Diplostomoidea	4/6	Diplostomidae *	2 / 14	Dulçaquicole : mondiale	L	Téléostéen (tégument, bouche, branchies, cavité péri mésentère, muscles, fo rate, rein, cerveau)
					A	Oiseaux (tu digestif)
		Cyathocotylidae *	3 / 5	Dulçaquicole : océan Indien, Japon, paléarctique	L	Téléostéen Holocépha (muscles),
					A	Mammifèr Oiseaux, R (tube diges
		Proterodiplostomidae *	2 / 2	Dulçaquicole : néotropicale et orientale	L	Téléostéen (gonades, mésentère, muscles, v gazeuse)
					A	Reptiles (tu digestif)
		Strigeidae *	1 / 4	Tous : mondiale	L	Téléostéen (tégument, muscles, ca péritonéale mésentère, viscères, ca péricardiqu cerveau)
					A	Oiseaux (tu digestif)
Clinostomidea	1/1	Clinostomidae *	4 / 5	Dulçaquicole : mondiale	L	Téléostéen (tégument, branchiale, péritonéale intestinale, muscles, g vessie urin système ne

					A	Oiseaux (c buccale, œsophage)
						Téléostéen

* présenté dans le texte ; (1) nombre minimum de familles ichthyoparasites/nombre total de familles dans la super-famille ; (2) nombre minimum de sous-familles et genres ichthyoparasites. Pour les sous-familles, le chiffre 1 indique qu'aucune sous-famille n'est reconnue et que ce taxon est confondu avec celui de la famille ; Marin+ = aire marine dominante.

Taxons de digènes ichthyoparasites larvaires

Les digènes ichthyoparasites larvaires ont leurs adultes, soit chez des poissons carnassiers ainsi parasités, soit chez des amphibiens ou des reptiles soit, et surtout, chez des oiseaux et des mammifères ichthyophages. Ces parasites larvaires appartiennent à 13 des 22 super-familles de digènes ichthyoparasites (tableau 14). Nous présentons ci-après les caractéristiques des métacercaires de membres des super-familles dont la rencontre est la plus fréquente et l'impact avéré sur le poisson ou la santé humaine (annexe 1). Ces super-familles, au nombre de 8, sont : les **Diplostomoidea,** les **Clinostomoidea**, les **Azygioidea**, les **Bucephaloidea**, les **Echinostomatoidea**, les **Opisthorchioidea,** les **Gorgoderoidea** (ou **Troglotrematoidea**) et les **Microphalloidea**. Les descriptions qui suivent portent sur des stades relativement jeunes de métacercaires dékystées, car l'organisation d'une métacercaire se modifie au cours du temps par l'acquisition progressive de l'appareil reproducteur.

Les métacercaires ayant leurs adultes chez d'autres organismes que des poissons se rencontrent chez : les **Diplostomoidea** qui utilisent des oiseaux (Diplostomidae, Strigeidae), des mammifères, oiseaux ou reptiles (Cyathocotylidae) ou des reptiles seuls (Proterodiplostomidae) ; les **Clinostomoidea**, parasites imaginaux d'oiseaux ; les **Echinostomatoidea**, parasites imaginaux de mammifères, d'oiseaux ou de reptiles (Echinostomatidae) ; des **Opisthorchioidea** qui sont hébergés par des mammifères et/ou des oiseaux (Heterophyidae, Opisthorchiidae) ou encore des reptiles et des téléostéens pour les Opisthorchiidae ; les **Gorgoderoidea** ou **Troglotrematoidea** (Troglotrematidae, Nanophyetidae), dont les hôtes définitifs sont des mammifères. Quant aux **Azygioidea** et **Bucephaloidea**,

leurs métacercaires se rencontrent chez les poissons et les adultes infectent les poissons carnassiers.

Les diplostomoïdes, Diplostomoidea Poirier, 1886

Les cercaires de 4 familles de diplostomoïdes se transforment, chez les poissons, en métacercaires. Ces dernières sont de 4 types organisationnels différents selon les familles ou sous-familles : les types *Diplostomulum*, *Neascus*, *Prohemistomulum* et *Tetracotyle*.

Les diplostomidés, Diplostomidae Poirier, 1886

Les diplostomidés, parasites imaginaux d'oiseaux, ont des métacercaires de type *Diplostomulum* Brandes, 1892 (figure 142 A et B) ou *Neascus* Hughes, 1927 (figure 143 A et B). Le type *Diplostomulum* concerne les **Diplostominae** Poirier, 1886 (genres *Diplostomum* Nordmann, 1842, *Hysteromorpha* Lutz, 1931, *Sphincterodiplostomum* Dubois, 1936, *Dolichorchis* Dubois, 1961 et *Tylodelphis* Diesing, 1850), tandis que le type *Neascus* est celui des **Crassiphialinae** Poirier, 1886 (genres *Crassiphiala* Van Haitsma, 1925, *Pulvinifer* Yamaguti, 1933, *Posthodiplostomoides* Williams, 1969, *Bolbophorus* Dubois, 1935, *Uvulifer* Yamaguti, 1934, *Posthodiplostomum* Dubois, 1936 et *Ornithodiplostomum* Dubois, 1936). Après dékystement, le *Diplostomulum* apparaît comme un petit digène (2 ventouses et des pseudo-ventouses parfois absentes, pharynx, cæcum bifide), caractérisé par la disposition de son système excréteur fait de 3 canaux longitudinaux reliés par des anastomoses transverses, passant respectivement sous le pharynx et au-dessus de l'acétabulum ; à ces canaux principaux, aboutissent des digitations rejoignant des poches contenant des grains d'excrétion ; 2 branches, reliées à l'anastomose inférieure, conduisent à une vessie en V aux bras renflés (figure 142 A et B). La métacercaire de type *Neascus* (figure 143 A et B) est généralement entourée d'un kyste fin et souple qu'elle a sécrété et son corps est bisegmenté. La partie antérieure comporte : l'ensemble ventouse, pharynx, cæcum bifide et pseudo-ventouses, présentes ou absentes ; le système excréteur avec 3 canaux longitudinaux, remplis de corps d'excrétion et formant un réseau par anastomoses. En partie distale, les canaux aboutissent au pore excréteur et l'espace est progressivement occupé par les gonades. Les métacercaires de diplostomidés engendrent différentes infestations qui peuvent être graves

et se manifestent sous 3 formes : des kystes musculo-tégumentaires mélanisés (*black grub*) avec *Bolbophorus*, *Crassiphiala*, *Ornithodiplostomum* et *Uvulifer* (voir L'altération de l'état général) ; des kystes viscéraux (*white grub*, figure 302) (voir Les affections de la cavité péritonéale et du mésentère) avec *Posthodiplostomum* (Mitchell *et al.*, 1982) ; des affections oculaires pouvant conduire à la cécité avec *Diplostomum* (localisé dans le cristallin, figure 346) et *Tylodelphis* (libre dans les humeurs de l'œil, figure 345) (voir Affections des organes des sens).

Figure 142. Type *Diplostomulum* (Diplostomidae, Diplostominae)

A. métacercaire de *Diplostomumspathaceum*. D'après Niewiadomska, 2002. B. Photomicrographie de métacercaire dékystée.

C, cæcum ; Cnex, canal excréteur ; Grex, granules d'excrétion ; Pex, pore excréteur ; Ve, vessie excrétrice ; Vo, ventouse orale.

Figure 143. Type *Neascus* (Diplostomidae, Crassiphialinae).

A. Métacercaire de *Uvulifer ambloplitis* dans son kyste. D'après Dubois, 1970. B. Photomicrographie de métacercaire dékystée de *Posthodiplostomum minimum.*

C, cæcum ; Cnex, canal excréteur ; K, kyste ; Pex, pore excréteur ; Vo, ventouse orale ; Vv, ventouse ventrale (acetabulum).

Les cyathocotylidés, Cyathocotylidae Mühling, 1898

Les adultes sont parasites de mammifères, oiseaux ou reptiles, les métacercaires sont de type *Prohemistomulum* Ciurea, 1933 (figure 144) : kyste épais, d'origine parasitaire ; métacercaire dékystée ronde ou ovale, sans pseudo-ventouses ; système excréteur constitué de 4 canaux formant des boucles reliées en avant de l'acétabulum avec un système de ramifications aveugles, remplies de corpuscules d'excrétion. Les métacercaires de cyathocotylidés affectent les masses musculaires. On y trouve des **Cyathocotylinae** Mühling, 1898 (*Cyathocotyle* Mühling, 1898, *Holostephanus* Szidat, 1936 et *Holostephanoides* Dubois, 1983), des **Prohemistominae** Lutz, 1935 (*Mesostephanus* Lutz, 1935), des **Prosostephaninae** Szidat, 1936 (*Prosostephanus* Lutz, 1935), et les **Szidatiinae** Dubois, 1938 (*Szidatia* Dubois, 1938).

Figure 144. Type *Prohemistomulum* (Diplostomoidea, Cyathocotylidae) : métacercaire de *Holostephanus* sp. D'après Niewiadomska, 2002.

C, cæcum ; Grex, granules d'excrétion ; Trib, organe tribocytique ; Vo, ventouse orale ; Vv, ventouse ventrale (acetabulum).

Les strigéïdés, Strigeidae Dubois, 1936

Les strigéïdés digènes d'oiseaux présentent des métacercaires de type *Tetracotyle* Fillipi, 1859, enfermées dans un kyste épais, d'origine parasitaire. Après dékystement, elles présentent : un corps plutôt concave en partie antérieure avec des pseudo-ventouses ; une partie postérieure variable ; l'acétabulum dans le tiers postérieur ; 5 canaux excréteurs longitudinaux avec anastomoses transverses, l'une sous la bifurcation cæcale, l'autre en avant de l'acétabulum, et d'où partent des collecteurs se joignant en une vessie en V ; des grains d'excrétion dans les canaux (figure 145). Ces métacercaires se localisent plus ou moins profondément dans les téguments, les masses musculaires et les viscères, suivant le tropisme de leurs cercaires et la taille du poisson hôte. Les genres en cause sont *Apharyngostrigea* Ciurea, 1927, *Cardiocephaloides* Sudarikov, 1959, *Apatemon* Szidat, 1928 et *Ichthyocotylurus* Odening, 1969.

Figure 145. Type *Tetracotyle* (Diplostomoidea, Strigeidae) : métacercaire de *Cotylurus* sp. D'après Niewiadomska, 2002.

Cnex, canal excréteur ; Grex, granules d'excrétion ; Psv, pseudoventouse ; Ve, vessie excrétrice ; Vo, ventouse orale.

Les protérodiplostomidés, Proterodiplostomidae Dubois, 1936

Parasites imaginaux de crocodiles, ils ont des métacercaires présumées être des tétracotyles.

Les clinostomoïdes, Clinostomoidea Lühe, 1901

Bien que ne comprenant qu'une seule famille, celle des **Clinostomoidae** Lühe, 1901, et 4 genres, le groupe est bien représenté dans le monde où le genre *Clinostomum* Leidy, 1856 est largement répandu. Les larves, de couleur jaunâtre, peu spécifiques d'hôte, induisent la formation de kystes tégumentaires et musculaires. Dékystées, les métacercaires sont linguiformes, plutôt grandes. Elles possèdent : une petite ventouse antérieure entourée d'un pli formant une collerette ; un assez grand acétabulum au tiers antérieur du corps ; une bouche suivie d'un pharynx

court et d'un cæcum bifide ; une petite vessie excrétrice, en V renflé (figure 146 A et B). Les clinostomidés sont responsables d'infestations musculo-tégumentaires dont la forme clinique, connue sous l'appellation de *yellow grub* (voir Les affections de la musculature squelettique ⮊), implique le genre *Clinostomum* : ainsi *C. marginatum* (Rudolphi, 1819) Braun, 1899 et *C. complanatum* (Rudolphi, 1819) Braun, 1899. Le genre *Clinostomum* est, en outre, à l'origine de quelques centaines de cas annuels d'infestations laryngo-pharyngées humaines rapportés au Japon et en Corée (annexe 1).

Figure 146. *Clinostomum complanatum* (Clinostomoidea, Clinostomatidae).

A. D'après Matthews et Cribb, 1998. Ventouse orale (Vo) dotée d'une collerette (Coll). B. Photomicrographie d'une métacercaire dékystée. Cliché A. Goodwin.

C, cæcum ; Cnex, canal excréteur ; Mtr, métraterme ; Oeph, œsophage ; Oo, ootype ; Ov, ovaire ; Pex, pore excréteur ; Ph, pharynx ; T, testicule ; Ut, utérus ; Ve, vessie excrétrice ; Vo, ventouse orale ; Vv, ventouse ventrale (acetabulum).

Les bucéphaloïdes, Bucephaloidea Poche, 1907

Les métacercaires de bucéphaloïdes, taxon constitué de parasites de poissons carnassiers, sont, de ce fait, fréquemment rencontrées et, spécialement, celles des **Bucephalidae** Poche, 1907, famille la plus riche, avec ses 24 genres, et qui est présente dans tous les milieux. Les kystes sont ovoïdes, translucides ou jaunâtres. La métacercaire de *Bucephalus polymorphus* Von Baer, 1827 illustre les caractères de ce groupe : un rhynchus antérieur globuleux, en forme de ventouse, portant 7 petites digitations ; bouche s'ouvrant à mi-corps et menant à un cæcum en forme de sac ; une vésicule excrétrice, sigmoïde ou sacculaire (figure 147 A, B et C). L'infestation larvaire peut être massive et engendrer des troubles cliniques mortels, particulièrement chez les cyprinidés (voir Les affections des téguments ⮊ et Les affections des organes des sens ⮊), dans des écosystèmes dulçaquicoles sauvages dont la teneur calcique de l'eau est favorable au développement de l'hôte intermédiaire, le mollusque *Dresseina polymorpha* (de Kinkelin *et al.* 1968). *Rhipidocotyle*Diesing, 1858 est un genre voisin dans lequel les excroissances du rhynchus forment un capuchon.

Figure 147. *Bucephalus polymorphus* (Bucephaloidea, Bucephalidae).

A. Adulte. D’après Baturo, 1977. B. Photomicrographie d’une métacercaire dékystée. C. Photomicrographie d’une cercaire.

Rhy, rhynchus digité.

Les échinostomatoïdes, Echinostomatoidea Looss, 1899

Les métacercaires de 3 familles de ce groupe, parasites de mammifères, oiseaux et reptiles, s’enkystent dans les téguments et divers tissus de poissons. Celles des **Echinostomatidae** Looss, 1902, famille cosmopolite, présentent les caractéristiques suivantes : corps ovale, porteur d’un collier épineux péri-buccal ; acétabulum plus large que la ventouse orale ; ovaire pré-testiculaire ; testicules en tandem ou symétriques ; conduits mâle et femelle s’ouvrant séparément dans un atrium génital et pore s’ouvrant postérieurement à la bifurcation cæcale ; vessie en Y ou en réseau sous-cutané. La métacercaire d’*Echinochasmus perfoliatus* (Ratz, 1908) Dietz 1909, qui illustre ici les caractères du groupe (figure 148), peut infecter l’homme (annexe 1).

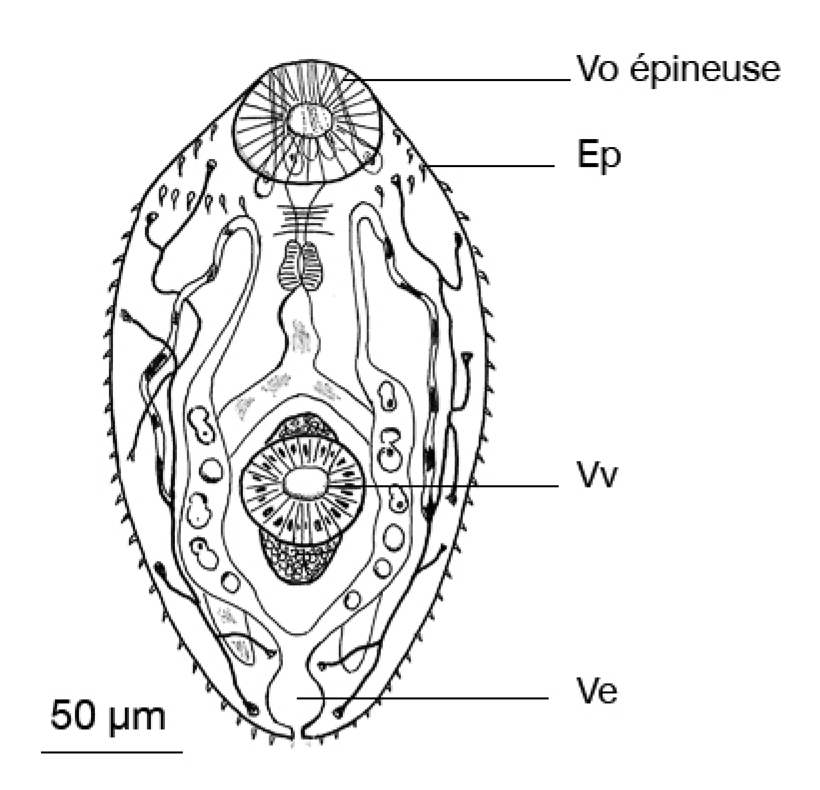


Figure 148. ***Echinochasmusperfoliatus*** **(Echinostomatoidea, Echinostomatidae).**

La ventouse orale (Vo) est épineuse. D’après Komiya, 1943.

Ep, Épines ; Ve, vessie excrétrice ; Vo, ventouse orale ; Vv, ventouse ventrale (acetabulum).

Les opisthorchioïdes, Opisthorchioidea (Looss, 1899) Faust, 1929

Les larves des digènes des 3 familles du groupe passent par des poissons.

Les hétérophyidés, Heterophyidae Leiper, 1909 (plus de 20 genres)

Ils sont surtout connus par leurs genres *Cryptocotyle*Lühe, 1899, *Heterophyes* Cobbold, 1866 et *Stephanostomum* Looss, 1899, inducteurs de mélanisme larvaire ponctiforme chez les poissons marins, tandis que les adultes sont des parasites digestifs d’oiseaux et de mammifères ichthyophages. Parmi les hétérophyidés, *Centrocestus* Looss, 1899 (figure 149), parasite imaginal d’oiseaux, responsable d’infections branchiales (Mitchell *et al.*, 2005), est un genre en voie d’extension mondiale facilitée par le commerce des poissons d’ornement.

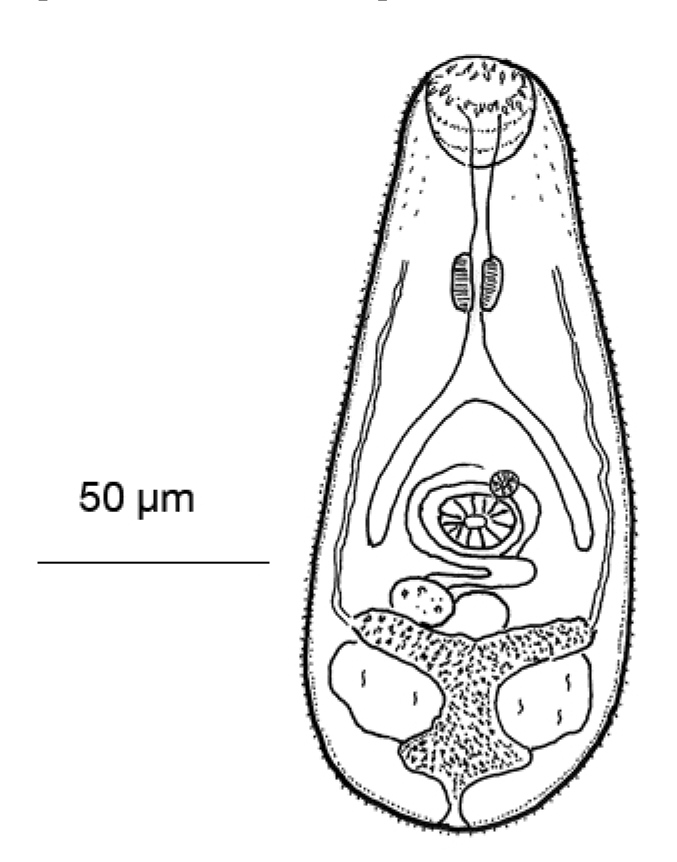


Figure 149. *Centrocestus formosanus* (Opisthorchioidea, Heterophyidae).

D’après Chen, 1942.

Les opisthorchiidés, Opisthorchiidae Braun, 1901

Les larves les plus dangereuses sont celles de parasites imaginaux des voies biliaires de l’homme et de mammifères domestiques (genres *Clonorchis* Looss, 1907 et *Opisthorchis*Blanchard, 1895). Leurs métacercaires, courtes, portent deux ventouses proportionnellement grosses et des cæcums prolongés jusqu’à l’extrémité distale (figure 150) ; elles se localisent principalement dans les masses musculaires, mais aussi dans les organes et sous la peau des poissons d’eau douce. La famille est connue par ses espèces *Clonorchis sinensis* (Cobbold, 1875) Looss, 1907 et *Opisthorchis felineus*Rivolta 1884, agents de zoonoses (annexe 1). La métacercaire de *C. sinensis* a les caractères suivants : 2 ventouses bien développées avec acétabulum placé assez en arrière ; 2 canaux collecteurs latéraux recevant des ramifications partant des protonéphridies et aboutissant à une grosse vessie postérieure, remplie de matériel d’excrétion granuleux (figure 150).

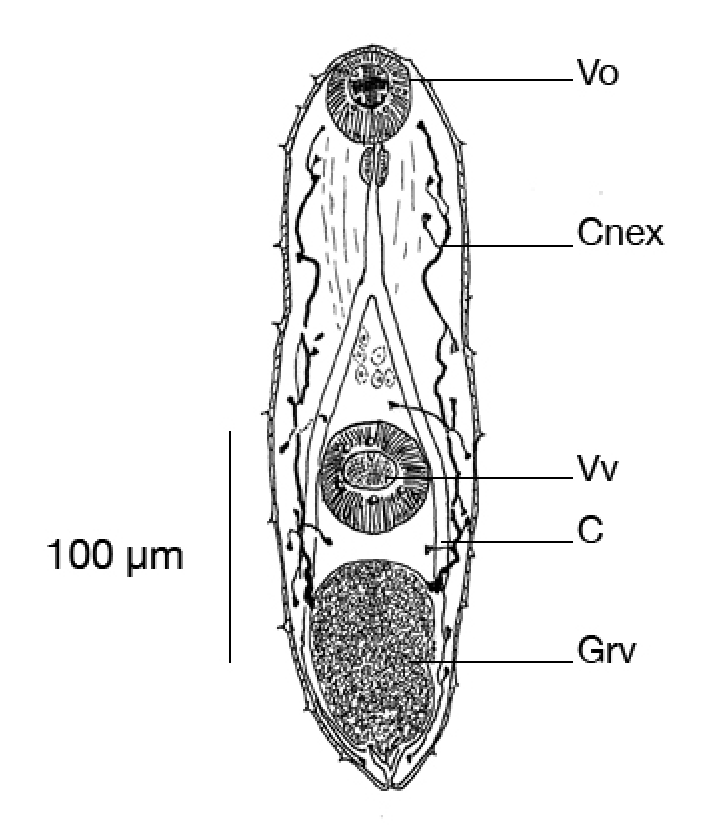


Figure 150. ***Clonorchis sinensis*** **(Opisthorchioidea, Opisthorchiidae).**

D’après Hsü et Khaw, 1937.

C, cæcum ; Cnex, canal excréteur ; Grv, granules vésicaux ; Vo, ventouse orale ; Vv, ventouse ventrale (acetabulum).

Les cryptogonimidés, Cryptogonimidae (Ward, 1917) Ciurea, 1933 anciennement Acanthostomidae Poche, 1925

Cette famille comporte principalement des ichthyoparasites, mais se rencontre aussi chez des reptiles marins et plus rarement chez des amphibiens. Ses membres se retrouvent fréquemment au stade métacercaire sur les poissons marins, chez lesquels ils peuvent avoir un impact sanitaire, surtout chez les larves et alevins (voir Les affections de la musculature squelettique) (Maillard *et al.*, 1980a et b). La métacercaire présente : deux ventouses, l’orale étant entourée d’épines ; 1 cæcum bifide allongé ; 2 taches ocellaires ; 1 vessie en Y aux bras pairs très longs et remplis de grains d’excrétion (figure 151).

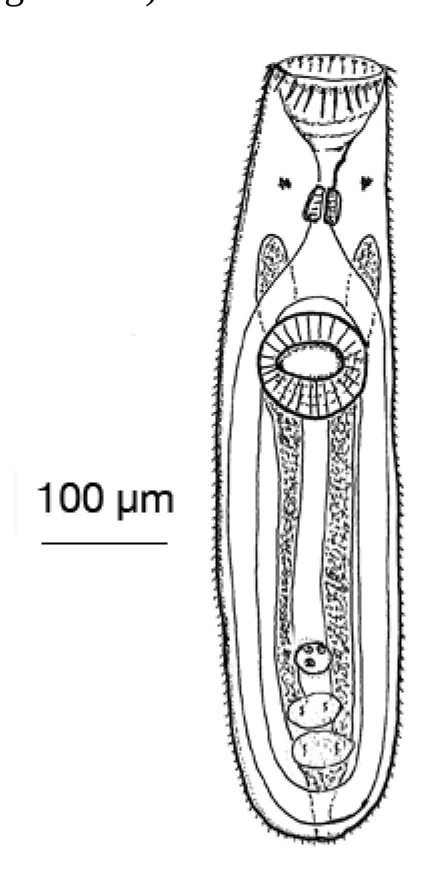


Figure 151. *Timoniella praeteritum* (Opisthorchioidea, Cryptogonimidae ex-Acanthostomidae).

D’après Maillard, 1974.

Les gorgodéroïdes, Gorgoderoidea Looss, 1899, syn. Troglotrematoidea Faust, 1929

Deux des 12 familles de troglotrématoïdes sont ichthyoparasites. Celle des **Troglotrematidae** Odhner 1914, anciennement **Nanophyetidae** (Wallace, 1935) Dollfus, 1939, est surtout connue par *Nanophyetus salmincola*, Chapin, 1926, parasite holarctique de canidés, dont les métacercaires s'enkystent dans les viscères de divers poissons dulçaquicoles (voir Les affections du système excréteur). Leurs caractères sont les suivants : corps piriforme ; grandes ventouses avec acétabulum en position équatoriale ; cæcum bifide ; vessie en forme de sac, remplie de matériel granuleux de couleur foncée (figure 152). La métacercaire peut transmettre *Neorickettsia helminthoeca*, néorickettsie responsable du *salmon poisoning* des canidés.

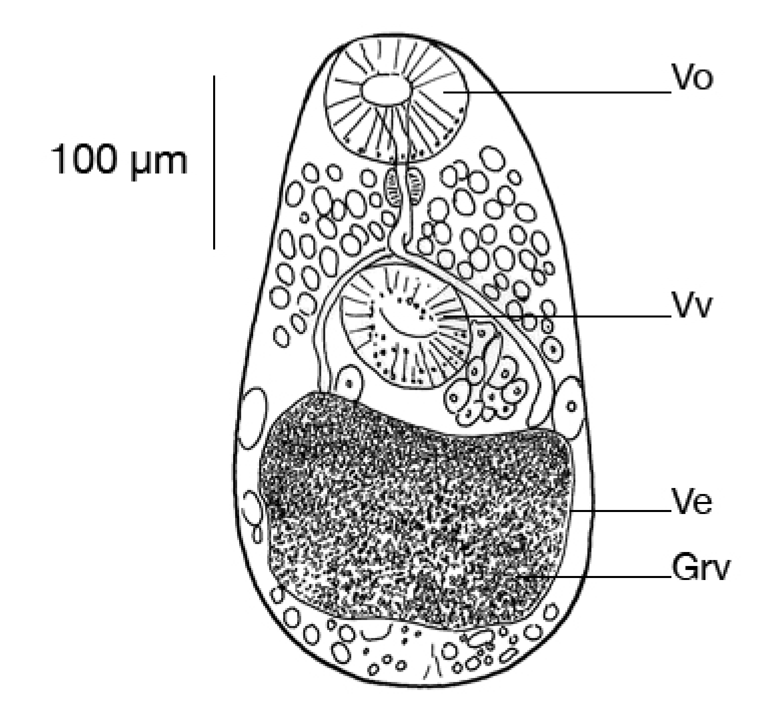


Figure 152. ***Nanophyetus salmincola*** **(Troglotrematoidea, Nanophyetidae).**

D'après Bennington et Pratt, 1960.

Grv, granules vésicaux ; Ve, vessie excrétrice ; Vo, ventouse orale ; Vv, ventouse ventrale (acetabulum).

Taxons de digènes ichthyoparasites imaginaux ayant un cycle à deux hôtes

Chez les digènes parasites imaginaux à 2 hôtes, la cercaire pénètre activement dans le poisson, ou est ingérée par lui, ou encore s'enkyste dans l'environnement, par exemple sur un végétal qui est ensuite consommé.

Les schistosomatoïdes, Schistosomatoidea Stiles et Hassall, 1898

Seule une des 12 familles des schistosomatoïdes, celle des **Aporocotylidae**Odhner, 1912, syn. **Sanguinicolidae** von Graff, 1907, renferme des ichthyoparasites (plus de 10 genres). Ces derniers infestent le sang et l'appareil circulatoire (voir Les affections du système circulatoire) et ont en commun les caractères suivants : absence de ventouses et pharynx ; cæcum en X dont les bras sont de longueur variable selon les genres ; ovaire post-testiculaire situé très en arrière du corps ; 1 ou 2 testicules en général, situés dans l'espace inter-cæcal, mais, dans certains taxons, leur nombre peut aller jusqu'à 200 et ils apparaissent alors polylobés ou organisés en colonne ; orifice génital s'ouvrant dans le quart postérieur du corps ; vessie en Y, à branche impaire, courte. *Aporocotyle simplex* Odhner, 1900 (figure 153) offre un exemple répandu de sanguinicolidé. *Sanguinicola* spp Plehn, 1905 est souvent rencontré dans le cœur de cyprinidés et ses œufs, de forme caractéristique en « chapeau de gendarme », obturent les capillaires sanguins des organes filtres et des branchies ; ses larves quittent leur hôte par effraction au niveau branchial (voir Les affections de la sphère branchiale), provoquant des branchites parfois sévères.

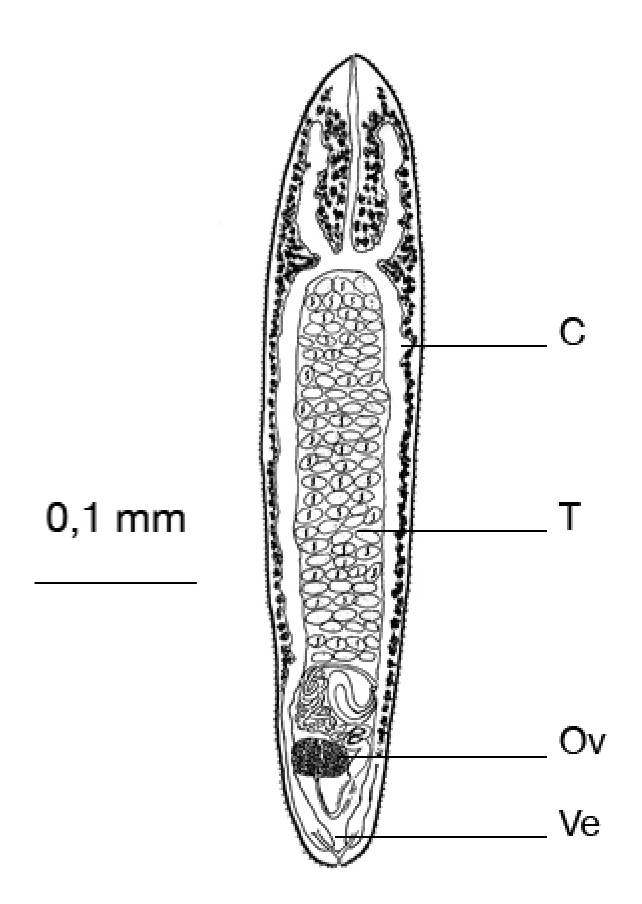


Figure 153. ***Aporocotyle simplex*** **(Schistosomatoidea, Aporocotylidae) adulte.**

D'après Odhner, 1900.

C, cæcum ; Ov, ovaire ; T, testicule ; Ve, vessie excrétrice.

Les bivésiculoïdes, Bivesiculoidea Yamaguti, 1934

Les caractéristiques des bivésiculoïdes sont les suivantes : ventouses absentes ; bouche pouvant s'ouvrir dans un pharynx ; cæcum bifide aux branches courtes ; ovaire médian pré-testiculaire ; testicule unique ; pore génital antérieur au niveau du pharynx ; vessie excrétrice en V parfait (2 branches débouchant dans l'orifice excréteur). Les 5 genres de la famille des **Bivesiculidae** Yamaguti, 1934 se rencontrent dans l'intestin des poissons de la zone indo-pacifique, mais *Bivesicula* Yamaguti, 1934 et *Bivesiculoides* Yamaguti, 1938 existent aussi dans l'océan Atlantique.

Les transversotrématoïdes, Transversotrematoidea Witenberg, 1944

Les transversotrématoïdes ont en commun les caractères suivants : corps généralement transversal ou piriforme ; ventouse orale présente ou non et acétabulum médian ; cæcum en boucle ; 2 ocelles ; ovaire pré-testiculaire ; 2 testicules profondément polylobés symétriques ; vessie excrétrice en I. Les genres *Crusziella* Cribb, Bray et Barker, 1992 et *Transversotrema* Witenberg, 1944 sont des exemples de **Transversotrematidae** Witenberg, 1944 qui se rencontrent dans le tégument des poissons des écosystèmes chauds non européens.

Les paramphistomoïdes, Paramphistomoidea Fischoeder, 1901

Les caractéristiques des paramphistomoïdes sont : ventouse orale absente, mais pharynx présent ; grand acétabulum terminal, caractéristique du groupe ; cæcum bifide ; ovaire post-testiculaire ; 2 testicules généralement polylobés ; orifice génital s'ouvrant antérieurement, près de la bifurcation cæcale ; vessie excrétrice souvent sacculaire, dorsale ou antéro-dorsale à l'acétabulum. La famille des **Cladorchiidae** Fischoeder, 1901, forte de 38 genres, est la seule du groupe à englober des ichthyoparasitesintestinaux, comme *Paramphistomum* Manter et Pritchard, 1964 chez des cichlidés et clariidés africains, *Pisciamphistoma* Yamaguti, 1953 ou *Dadayius* Fukui, 1929, mais, à l'exception d'une mention, elle est absente de la région paléarctique, donc d'Europe ; en revanche, 15 genres se rencontrent en région néotropicale

Les haplosplanchnoïdes, Haplosplanchnoidea Poche, 1926

Les haplosplanchnoïdes ont : 2 grandes ventouses dont 1 acétabulum profond ; 1 cæcum unique relativement court ; 1 ovaire pré-testiculaire ; 1 seul testicule situé très en arrière ; 1 poche du cirre généralement absente ; 1 orifice génital médian s'ouvrant entre les 2 ventouses ; 1 vessie excrétrice en Y. Certains membres de la famille des **Haplosplanchnidae** Poche, 1926, tels *Haplosplanchnus* Looss, 1902 et *Provitellotrema* Pan, 1984 parasitent le tube digestif des poissons des eaux tropicales.

Les haploporoïdes, Haploporoidea Nicoll, 1914

Ce groupe de 2 familles ichthyoparasites est surtout représenté par les **Haploporidae** Nicoll, 1914, parasites imaginaux du tube digestif de poissons marins et dulçaquicoles, de répartition mondiale. Les haploporidés se caractérisent par : 2 ventouses dont 1acétabulum médian ; cæcum simple ou bifide ; 1 pigment ocellaire généralement présent ; 1 ovaire pré-testiculaire ; 1 ou 2 testicules sphériques dans le tiers postérieur du corps ; 1 orifice génital s'ouvrant au-dessus de l'acétabulum ; 1 vessie excrétrice de forme diverse, selon les genres. Parmi les représentants de la sous-famille cosmopolite des Haploporinae Looss, 1902, *Haploporus* Bondartsev et Singer, 1944, *Lecithobothrys* Looss, 1902 et *Saccocoelium* Loss, 1902 se rencontrent en Méditerranée.

Les microscaphidioïdes, Microscaphidioidea Morozov, 1955

Chez les microscaphidioïdes, la ventouse orale est absente, mais le pharynx terminal simule une ventouse et le cæcum, bifide aux diverticules longs, présente des logettes ; ovaire post-testiculaire ; testicules en tandem dans l'axe médian ; pore génital s'ouvrant entre l'acétabulum et la bifurcation cæcale. La vessie excrétrice est sacculaire ou en V. Parmi les représentants du groupe qui se trouvent en dehors des régions polaires, on peut citer, chez les **Microscaphidiidae** Looss, 1900, *Denticauda* Priesner, 1914 et *Hexangium* Goto et Ozaki, 1929, et chez les **Mesometridae** Poche, 1926, vers surtout méditerranéens, *Mesometra* Lühe, 1901 et *Wardula* Poche, 1926.

Groupes de digènes ichthyoparasites imaginaux ayant un cycle à trois hôtes

La cercaire, à l'issue de la phase sporocystaire, quitte le mollusque pour infecter un 2e hôte, ici un poisson, ultérieurement ingéré par l'hôte définitif, là encore, un poisson téléostéen ou élasmobranche.

Les azygioïdes, Azygioidea Lühe, 1909

Les caractéristiques des azygioïdes sont les suivantes : corps glabre et allongé ; 2 ventouses dont 1 acétabulum généralement dans le tiers antérieur du corps ; cæcum bifide très long, pharynx présent ; dans l'espace inter-

cæcal, ovaire pré-testiculaire et 2 testicules en oblique ; orifice génital s'ouvrant en avant de l'acétabulum ; vessie en Y. *Azygialucii* Müller, 1776 (**Azygiidae** Lühe, 1909) est fréquemment rencontré (figure 154).

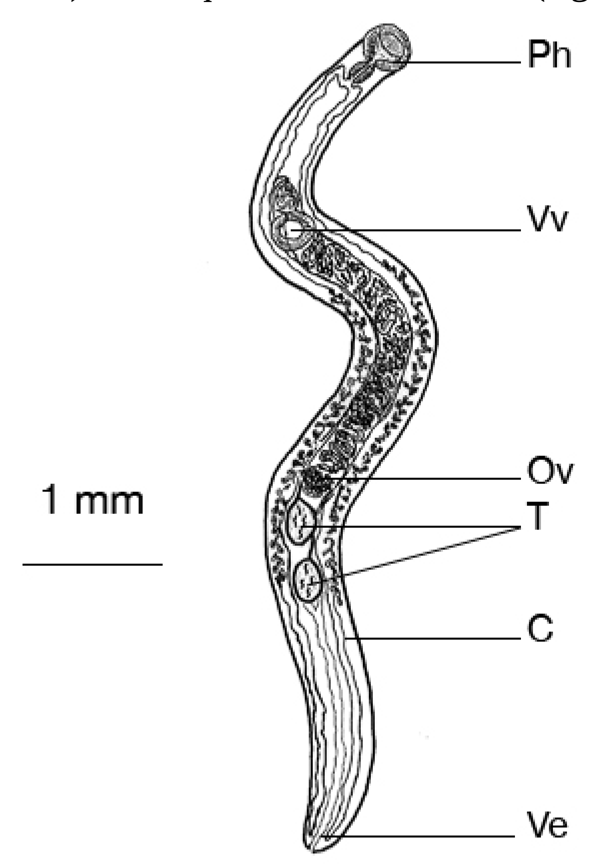


Figure 154. ***Azygia lucii*** **(Azygioidea, Azygiidae) adulte.**

D'après Looss, 1894.

C, cæcum ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; T, testicule ; Ve, vessie excrétrice ; Vv, ventouse ventrale (acetabulum).

Les hémiuroïdes, Hemiuroidea Looss, 1899

Les hémiuroïdes forment un taxon riche dont tous les représentants sont dédiés aux poissons marins. Leurs caractéristiques sont les suivantes : corps comportant souvent un abdomen ou ecsoma ; 2 ventouses ; cæcum bifide long ; pharynx présent ; hermaphrodites avec ovaire post testiculaire et testicules en tandem dans l'espace inter-cæcal ; conduit hermaphrodite entouré du sac du sinus, débouchant sur un pore génital très antérieur. Chez les **Hemiuridae** Luhe, 1901, *Hemiurusappendiculatus* Rudolphi, 1802, parasite du tube digestif (figure 155), illustre les caractères précédents.

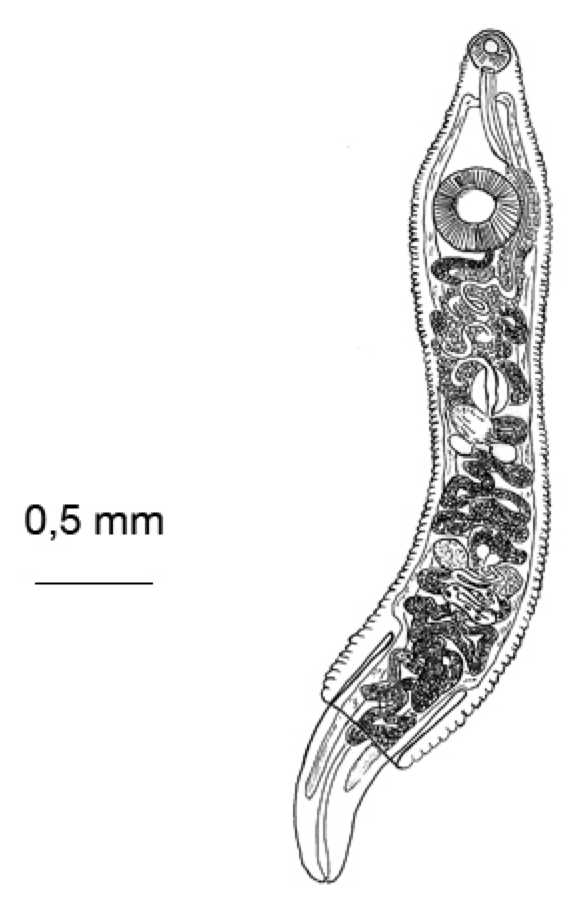


Figure 155. ***Hemiurus appendiculatus*** **(Hemiuroidea, Hemiuridae) adulte.**

D'après Looss, 1899.

Les bucéphaloïdes, Bucephaloidea Poche, 1907

Cette super-famille se caractérise par : rhynchus antérieur avec ou sans ventouse ; bouche ventrale dans l'acétabulum (gastérostome) ; cæcum unique ventral, court, en forme de sac ; ovaire pré-testiculaire suivi de testicules latéraux en tandem ; poche du cirre et orifice génital postérieurs ; vessie en I. Les **Bucephalidae** Poche, 1907 colonisent le tube digestif de nombreux poissons marins et dulçaquicoles, et *Bucephalus polymorphus* Von Baer, 1827 (figure 156), dont l'hôte est le sandre *Sander lucioperca,* en est un exemple répandu en eau douce.

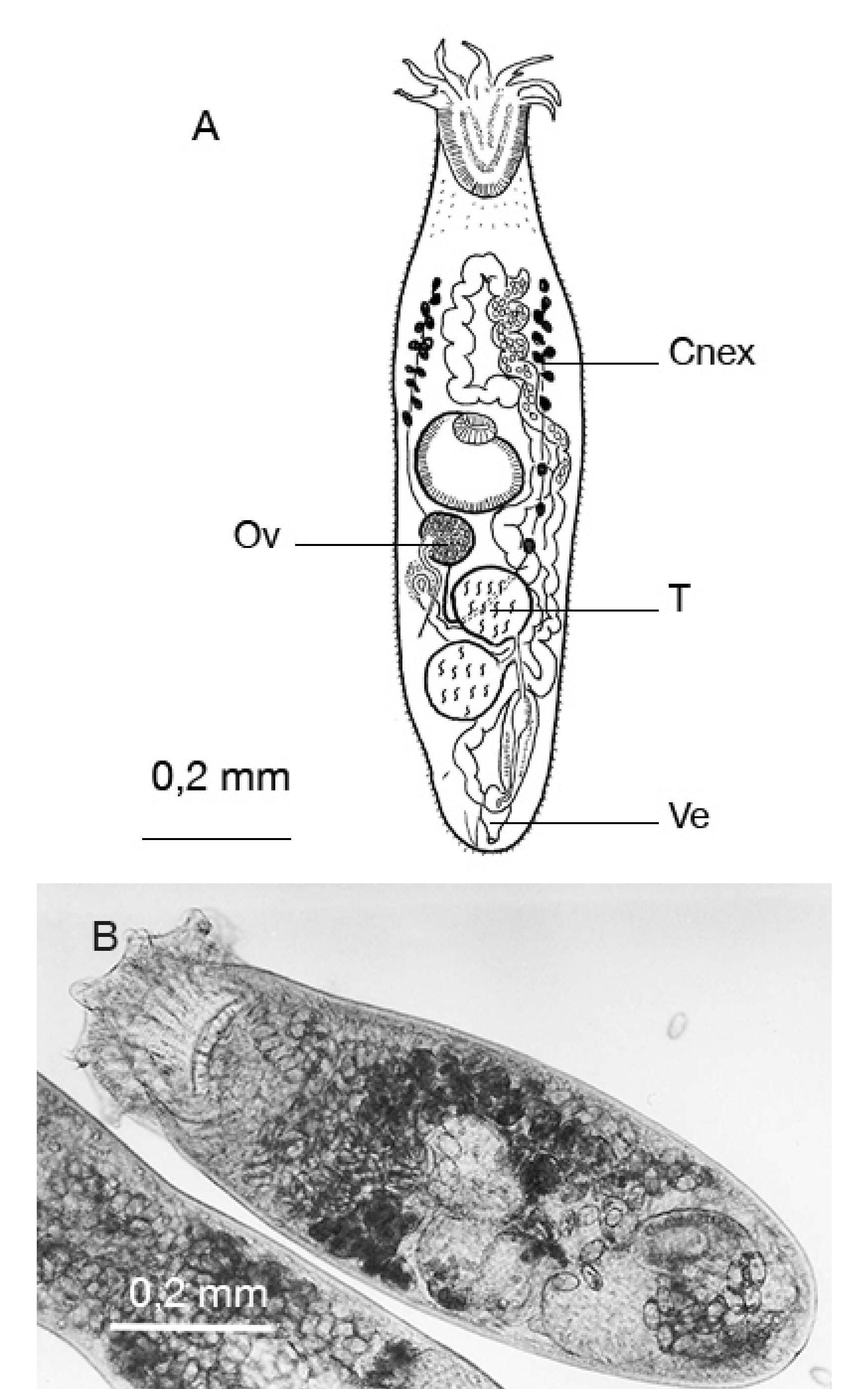


Figure 156. ***Bucephalus polymorphus*** **(Bucephaloidea, Bucephalidae) adulte.**

A. D'après Kozicka, 1959. B. Photomicrographie d'un adulte examiné à l'état frais, noter l'abondance des œufs.

Cnex, canal excréteur ; Ov, ovaire ; T, testicule ; Ve, vessie excrétrice.

Les gymnophalloïdes, Gymnophalloidea Odhner, 1905

Caractères de la super-famille : 2 ventouses, dont l'orale porte parfois des projections latérales, l'acétabulum étant assez antérieur ; cæcum bifide de longueur variable selon la famille ; dans la deuxième moitié du corps, ovaire pré-testiculaire suivi de testicules ellipsoïdes lobulés ; vitellus compact en masse unique ou multiple ; orifice génital généralement antérieur ; vessie en I, V ou Y. Parmi les **Fellodistomidae** Nicoll, 1909 qui constituent la famille la plus nombreuse et la mieux représentée dans le monde, citons les genres *Fellodistomum* Stafford, 1904, *Monascus* Tiegh, 1884 et *Tergestia* Stossich, 1899.

Les pronocéphaloïdes, Pronocephaloidea Looss, 1899

Ces digènes présentent : 1 seule ventouse, l'orale, et 1 étranglement post-céphalique ; cæcum bifide long et pharynx absent ; très postérieurement, ovaire pré-testiculaire inter-cæcal et 2 testicules ellipsoïdes, dans un même plan horizontal, de part et d'autre des branches cæcales ; poche du cirre présente ; orifice génital antérieur ; vessie en V ou Y. Peuplant les zones tropicales, ce groupe, dont une vingtaine d'espèces ont été recensées chez diverses classes de vertébrés, compte seulement 2 parasites de poissons. Ce sont *Pleurogonius* Looss, 1901 et *Pyelosomum* Looss, 1899, au sein de la famille des **Pronocephalidae** Looss, 1902.

Les opisthorchioïdes, Opisthorchioidea (Looss, 1899) Faust, 1929

Leurs caractères sont : 2 ventouses dont l'acétabulum plutôt antérieur ; cæcum bifide long ; dans la moitié postérieure, ovaire pré-testiculaire suivi de testicules en tandem ou en oblique ; poche du cirre absente et vésicule séminale libre dans le parenchyme ; orifice génital s'ouvrant entre l'acétabulum et la bifurcation cæcale ; vessie en Y au long bras impair.

Les cryptogonimidés, Cryptogonimidae (Ward, 1917) Ciurea, 1933 ex-Acanthostomidae Poche, 1925

Les cryptogonimidés sont des opisthorchioïdes fréquents en Méditerranée et se rencontrent actuellement dans les élevages. Ces vers ont, outre les caractères de leur super-famille, une couronne épineuse autour de la

ventouse orale. *Acanthostomum imbutiforme* Molin, 1859 (figure 157 A et B) en est un exemple représentatif.

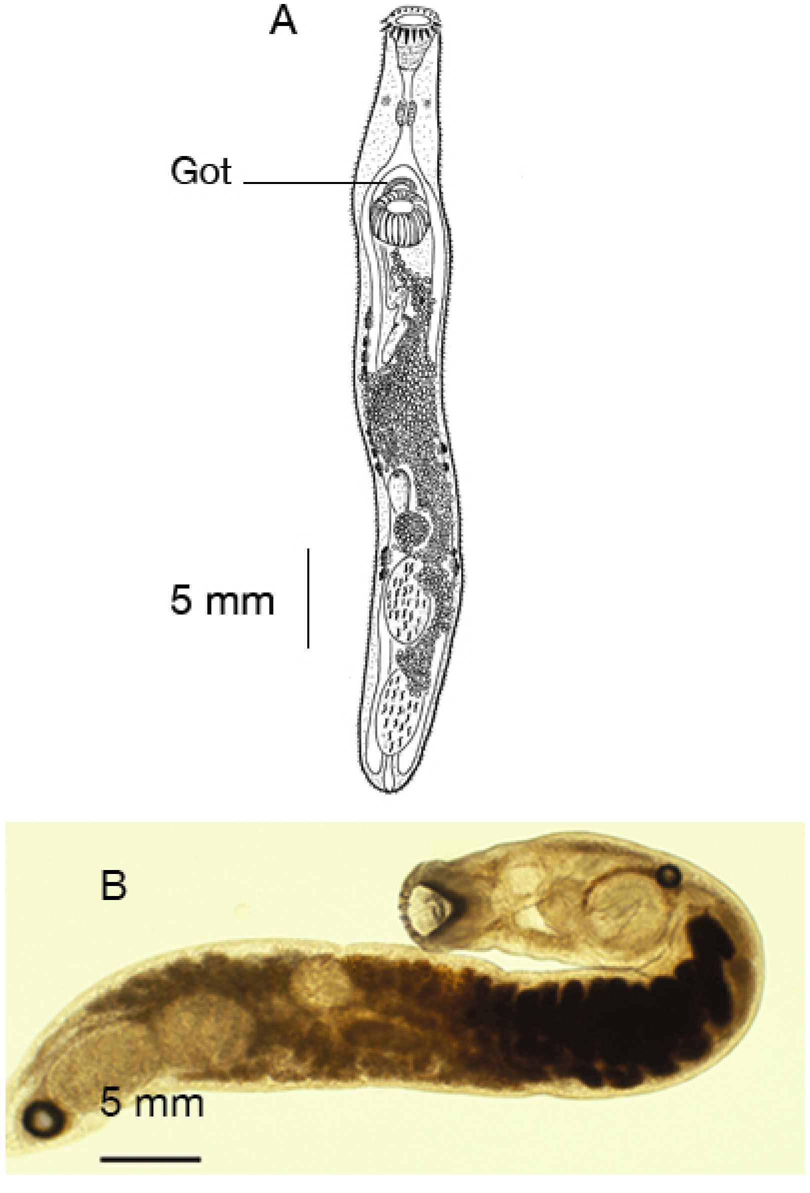


Figure 157. *Acanthostomum imbutiforme* (Opisthorchioidea, Cryptogonimidae ex-Acanthostomidae).

A. Adulte. D'après Maillard, 1976. B. Photomicrographie d'un individu adulte issu de l'intestin d'un bar *D. labrax*.

Got, gonotyle.

Les opisthorchiidés, Opisthorchiidae Braun, 1901

Certains opistorchiidés, comme *Clonorchis sinensis* (Cobbold, 1875) Looss, 1907, provoquent des infestations graves chez l'homme (annexe 1).

Les lépocréadioïdes, Lepocreadioidea Odhner, 1905

Deux ventouses, dont l'orale peut présenter des lobes, papilles ou tentacules ; cæcum généralement bifide aux branches s'arrêtant aux 3/4 du corps ; ovaire médian pré-testiculaire suivi de testicules en tandem ; poche du cirre présente ou non ; orifice génital débouchant entre l'acétabulum et la bifurcation cæcale ; vessie en I, parfois en Y.

Les lépocréadiidés, Lepocreadiidae Odhner, 1905

Parmi les genres largement répandus se trouvent *Lepocreadium* Stossich, 1903, *Labrifer* Yamaguti, 1936, *Hypocreadium* Ozaki, 1936 et *Deropristis* Odhner, 1902.

Les apocréadiidés, Apocreadiidae Skrjabin, 1942

Chez les apocréadiidés, *Apocreadium* Manter, 1937 et *Homalometron* Stafford, 1904, Skrjabin, 1942 sont les plus fréquement rencontrés.

Les monorchioïdes, Monorchioidea Odhner, 1911

Corps de taille moyenne ou petite ; 2 ventouses ; pharynx présent ; cæcum bifide ; ovaire pré-testiculaire et vitellus peu abondant ; 1 ou 2 testicules en position variable par rapport à l'ovaire, à l'extrêmité du corps ; poche du cirre claviforme contenant les 3 éléments avec cirre épineux ; petite vessie sacculaire. Tous ichthyoparasites imaginaux, les monorchioïdes comportent 2 familles : les **Monorchiidae** et les **Lissorchiidae**.

Les monorchiidés, Monorchiidae Odhner, 1911

Les monorchiidés sont reconnaissables à leur orifice génital médian et à leur dernière boucle utérine (métraterme) débouchant dans un organe terminal précédant l'orifice génital. Ils parasitent des poissons marins. Ainsi, des vers des genres *Hurleytrema* Srivastava, 1939, *Monorchis*

(Monticelli, 1893) Looss, 1902 et *Paratimonia* Prevot et Bartoli, 1967, par exemple, sont associés à des poissons d'écosystèmes chauds.

Les lissorchiidés, Lissorchiidae Magath, 1917

Différents de la famille précédente par leur orifice génital latéral et un métraterme sans organe terminal, les lissorchiidés sont des ichthyoparasites de poissons dulçaquicoles.

Les gorgodéroïdes, Gorgoderoidea Looss, 1901, syn. Troglotrematoidea Faust, 1929

Corps foliacé en région postérieure ; 2 ventouses ; cæcum bifide aux branches droites ou ondulées ; pharynx absent ; ovaire post-acétabulaire et pré-testiculaire ; vitellus double et compact ; 2 testicules ; poche du cirre absente, donc vésicule séminale et pénis libres dans le parenchyme ; orifice génital médian entre l'acétabulum et la bifurcation cæcale ; vessie en I, parfois en Y. Les digènes de ce groupe se trouvent surtout chez les amphibiens, mais chez les poissons téléostéens et élasmobranches, en zone holarctique, on rencontre les genres *Phyllodistomum* Braun, 1899, *Probolitrema* Looss, 1902 et *Xystretum* Linton, 1910, de la famille des gorgodéroïdes.

Les allocréadioïdes, Allocreadioidea Looss, 1902

Deux ventouses : l'orale, parfois entourée de papilles musculaires, et l'acétabulum beaucoup plus développé que la précédente ; cæcum bifide ; pigment oculaire présent ou absent ; ovaire ovoïde ou polylobé pré-testiculaire ; testicules en tandem ; orifice génital médian entre l'acétabulum et la bifurcation cæcale ; vessie en I.

Les opécoelidés, Opecoelidae Ozaki, 1925

La famille des opécoelidés est riche en ichthyoparasites et le genre *Cainocreadium* Nicoll, 1909 illustre ses caractères avec *C. labracis* Dujardin, 1845 (figure 158), souvent rencontré chez le bar. Parmi les autres opécoelidés dont la répartition géographique peut favoriser la rencontre, se trouvent les genres *Anisoporus* Ozaki, 1928, *Helicometra* Odhner, 1902,

Opecoelus Ozaki, 1925, *Pachycreadium* Manter, 1954 et *Pycnadena* Linton, 1911.

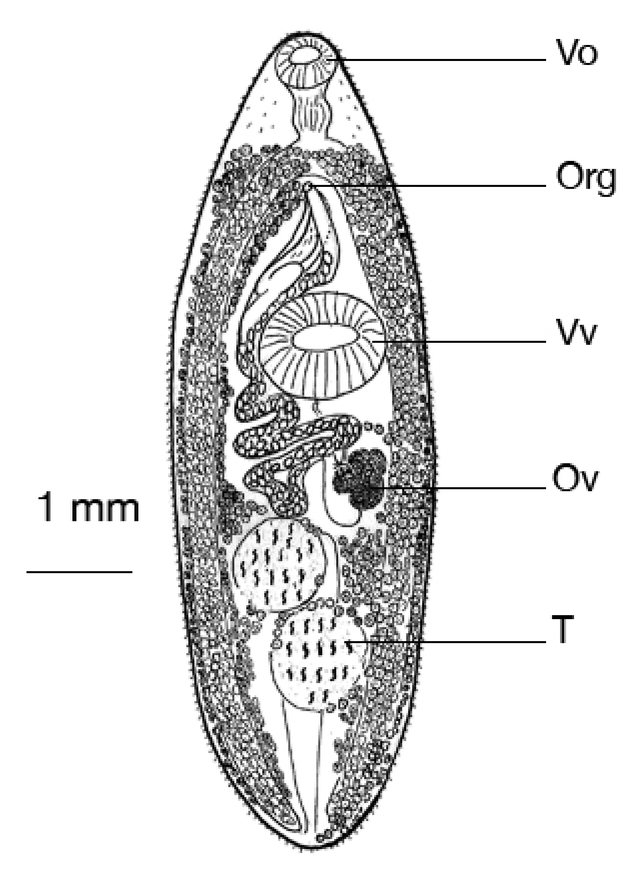


Figure 158. ***Cainocreadium labracis*** **(Allocreadioidea, Opecoelidae) adulte.**

D'après Maillard, 1976.

Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; T, testicule ;Vo, ventouse orale ; Vv, ventouse ventrale (acetabulum).

Les allocréadiidés, Allocreadiidae Looss, 1902

Chez les allocréadiidés*Crepidostomum* Braun, 1900, dont le deuxième hôte est un éphéméroptère, nourriture habituelle de nombreux poissons dulçaquicoles, peut être abondant dans leur tube digestif. Il en va de même avec *Allocreadium* Looss, 1900, *Allobunodera* Yamaguti, 1971 et *Bunodera* Railliet, 1896 qui passent par des copépodes.

Les acanthocolpidés, Acanthocolpidae Lühe, 1906

Enfin, chez les acanthocolpidés les métacercaires de *Stephanostomum* Looss, 1899 sont retrouvées en divers points du corps des poissons marins, 2e hôte intermédiaire, puis dans l'intestin des téléostéens carnassiers, hôtes définitifs. Certains acanthocolpidés sont décrits chez des serpents et chez des holocéphales (Bray *et al*., 2005).

Les plagiorchioïdes, Plagiorchioidea Lühe, 1901

La super-famille des plagiorchioïdes est principalement constituée sur des bases de phylogénétique moléculaire, car la communauté morphologique entre ses membres n'est pas évidente.

Cinq familles comportent des ichthyoparasites imaginaux, mais également larvaires dans le cas des **Macroderoididae** McMullen, 1937, qui affectent principalement des poissons dulçaquicoles. Les macrodéroïdidés possèdent : 2 ventouses ; 1 pharynx ; 1 cæcum bifide long ; 1 ovaire pré-testiculaire, 2 testicules ; 1 poche du cirre dirigée vers l'avant ou l'arrière ; 1 orifice génital situé en avant ou en arrière de l'acétabulum ; 1 vessie tubulaire ou en Y. Les autres plagiorchioïdes dulçaquicoles parasitent surtout les amphibiens dans des régions chaudes. Comme parasites de poissons, citons *Vietosoma* Linton, 1910 (**Plagiorchiidae** Lühe, 1901) chez certains siluriformes, *Gonimoides* Ingles, 1935 (**Cephalogonimidae** Looss, 1899) chez les anguilles et *Macroderoides* Pearse, 1924 (**Macroderoididae**) chez certains siluriformes, ésocidés et autres carnassiers.

Les microphalloïdes, Microphalloidea Ward, 1901

Comme pour la précédente, la délimitation de cette super-famille procède de critères phylogénétiques plutôt que morphologiques. Les microphalloïdes comportent 6 familles ichthyoparasites (tableau 14) dont 3 sont présentées ici.

Les microphallidés, Microphallidae Ward, 1901

Les microphallidés sont de petits vers longs de 1-2 mm, portant 2 ventouses, avec acétabulum équatorial ou post-équatorial ; cæcum bifide divergent, généralement court ; pharynx présent ; ovaire pré-testiculaire et vitellus postérieur compact ; testicules symétriques ; poche du cirre pouvant

être absente ; atrium génital en position latérale ; vessie en V ou en Y. Le groupe, principalement associé aux mammifères et aux oiseaux, n'est que faiblement représenté chez les poissons chez lesquels on trouve surtout le genre *Microphallus* Ward, 1901.

Les zoogonidés, Zoogonidae Odhner, 1902

Les zoogonidés se caractérisent par : 2 ventouses avec acétabulum central médian très développé ; 1 cæcum bifide aux bras relativement courts ; pharynx présent ; ovaire inter-testiculaire sur un plan horizontal ; poche du cirre volumineuse ; orifice génital s'ouvrant latéralement entre l'acétabulum et la bifurcation cæcale ; vessie sacculaire. Le genre *Diphterostomum* Stossich, 1903 est un bon exemple de zoogonidés.

Les didymozoïdés, Didymozoidae Monticelli, 1888

Les didymozoïdés sont des vers à corps long et fin (3 mm jusqu'à 12 mm), plutôt cylindrique, de couleur jaune ou brun jaune. Ils possèdent : 2 ventouses ; 1 cæcum bifide de toutes longueurs possibles ; pharynx présent ou absent avec glandes pharyngiennes fréquentes ; hermaphrodites, avec ovaire post-testiculaire dans l'espace inter-cæcal, ou à sexes séparés avec testicules très allongés ; conduit hermaphrodite entouré du sac du sinus, débouchant sur un pore génital situé très près de la ventouse orale ; vessie urinaire généralement en Y. Ces vers s'enkystent, en général par paires, souvent pelotonnées dans les cavités et les tissus des poissons marins comme les scombridés, les serranidés et les lutjanidés, et s'offrent ainsi au diagnostic. *Nematobothrium scombri* Taschenberg, 1879 (figure 159) en est un exemple.

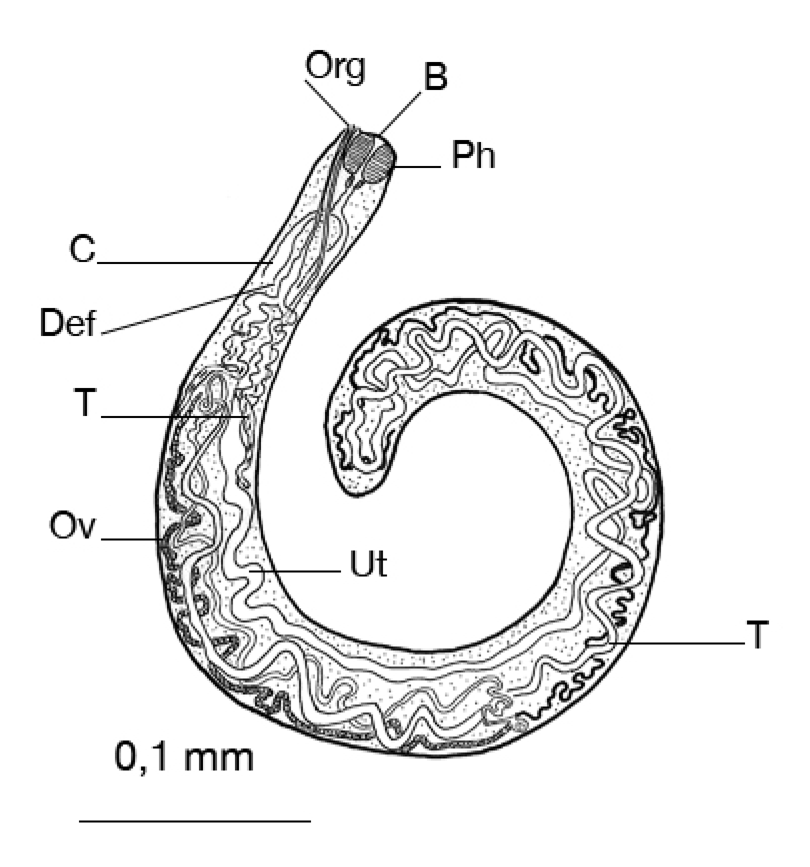


Figure 159. ***Nematobothrium scombri*** **(Microphalloidea, Didymozoidae) adulte.**

D’après Johnstone, 1914.

B, bouche ; C, cæcum ; Def, *vas deferens* ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; T, testicule ; Ut, utérus.

Les cestodes, Cestoda Rudolphi, 1808

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Bilateria ; Acoelomata ; Platyhelminthes

Les cestodes sont des plathelminthes de taille très variable dont la morphologie typique repose sur la présence d’un appareil d’attachement antérieur, le scolex, à partir duquel se développe un corps (strobile), généralement segmenté en anneaux (proglottis) dont chacun contient un appareil reproducteur hermaphrodite. Le scolex, les organes génitaux et la segmentation sont les éléments de diagnose. Adaptés au parasitisme, les cestodes sont dépourvus d’appareil locomoteur et de tube digestif,

s'alimentent par diffusion, excrètent par des protonéphridies drainées par 2 paires de canaux latéraux débouchant dans un pore excréteur terminal ; le contact entre la surface corporelle et le contenu du tube digestif de l'hôte est augmenté par la présence de rides et de villosités (microtriches). Tous mésoparasites imaginaux ou endoparasites larvaires, les cestodes évoluent selon un cycle hétéroxène dont le premier hôte intermédiaire est généralement un crustacé copépode (figure 160) ; ils produisent des œufs contenant un embryon armé de 6 crochets (hexacanthe). La classe regroupe plus de 1 500 espèces réparties en 2 sous-classes, les **Cestodaria** et les **Eucestoda**, qui renferment, parmi d'autres, des parasites de poissons dulçaquicoles et marins.

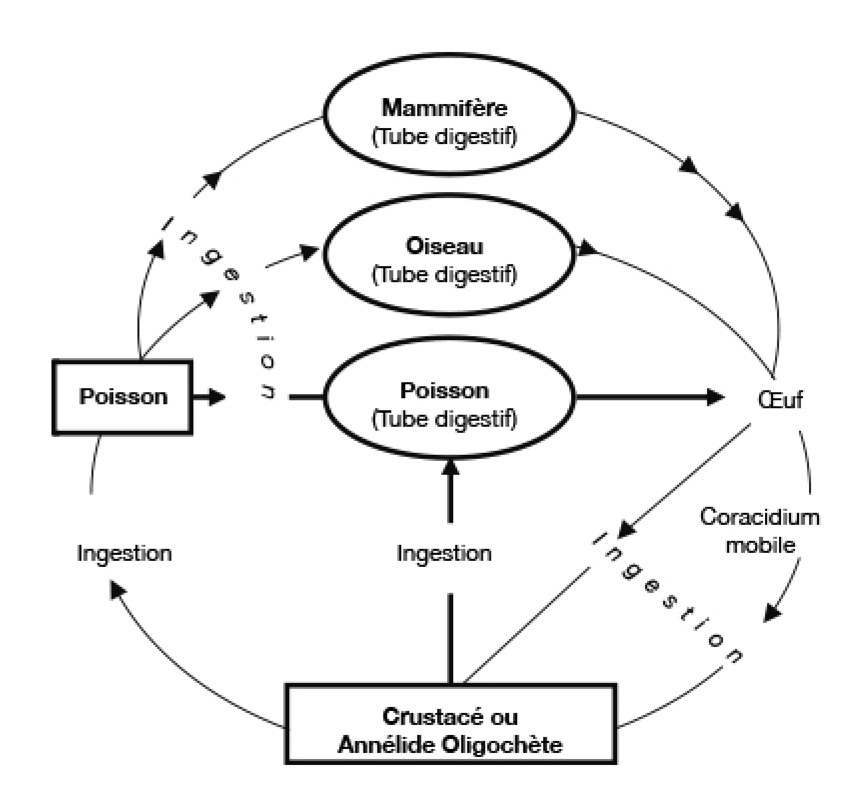


Figure 160. Cycle biologique des eucestodes.

Les cestodaires, Cestodaria Monticelli, 1892, ichthyoparasites

Cette sous-classe est caractérisée par l'absence de segmentation, l'absence de scolex et la présence d'un seul groupe d'organes reproducteurs et, sur les larves, de 10 crochets. Deux ordres y ont été attribués : les **Gyrocotylidea** et les **Amphilinidea**, comprenant tous deux des parasites des poissons. Leur morphologie les fait considérer comme intermédiaires entre les **Monogènes** et les **Eucestodes**.

Les gyrocotylides, Gyrocotylidea Poche, 1926

Peu fréquents, parasites d'holocéphales, les gyrocotylidés, **Gyrocotylidae** Benham, 1901 semblent ne comprendre qu'un genre, *Gyrocotyle* Diesing, 1850 : présence de 10 crochets égaux au stade larvaire, reproduction par protandrie, mais cycle mal connu (direct ou à un hôte intermédiaire) ; habitent la valvule spirale de leur hôte.

Les amphilinides, Amphilinidea Poche, 1922

Les larves portent aussi 10 crochets, mais, à la différence de ceux des gyrocotylidés, ils sont divisés en 2 groupes de taille inégale (6 + 4). Les **Amphilinidae** Claus, 1879 parasitent la cavité générale de certains téléostéens et chondrostéens (esturgeons) dulçaquicoles ou marins, ainsi que celle de certaines tortues.

Les eucestodes, Eucestoda Southwell, 1930, ichthyoparasites

Les eucestodes sont des vers plats, dotés d'un scolex et sont, en général, plurisegmentés. La sous-classe compte 12 ordres, 83 familles, plus 38 espèces *incertae sedis* (Khalil *et al.*, 1994). Ces douze ordres contiennent des espèces ichthyoparasites imaginales ou larvaires (tableau 15). Nous en présentons six ci-après : **Caryophyllidea**, **Trypanorhyncha**, **Tetraphyllidea**, **Pseudophyllidea**, **Proteocephalidea** et **Cyclophyllidea**. Les agents des grandes cestodoses des mammifères (*Tænia solium* et *T. pisiformis*, *Echinococcus granulosus* et *E. multilocularis*,

Dipylidium caninum, *etc.*) se trouvent dans l'ordre des **Cyclophyllidea** qui ne renferme que quelques formes larvaires ichthyoparasites.

Tableau 15. Panorama des Eucestodes ichthyoparasites, de leurs biotope, aire géographique, stades parasitaires, hôtes et microhabitat. Sous la direction de L. Euzet, d'après Khalil, 1994 ; Khalil *et al.*, 1994 ; Palm, 2004 ; Jensen, 2005.

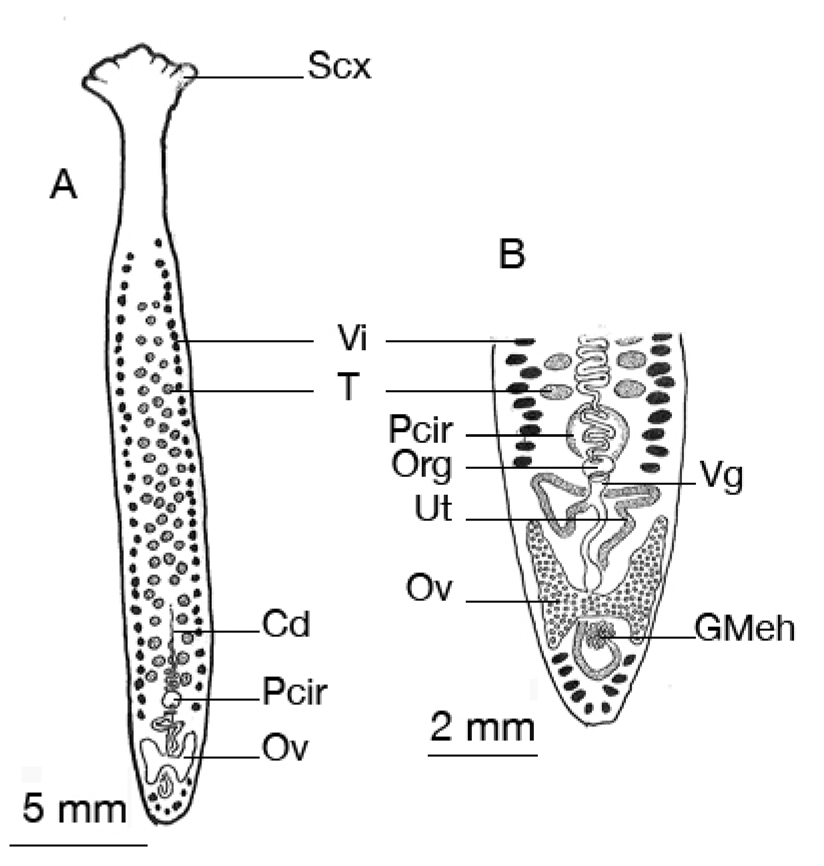
Ordre	**(1)**	**Super famill e**	**Famille** **Sous-famille**	**(2)**	**Milieu et aire géographiqu e**
Spathebothriidea	2/5/7				Tous milieux
			Acrobothriidae	4/4	Holarctique
			Spathebothriidae	1/1	Atlantique et mers connexes, Pacifique et mers connexes (côtes États-Unis), Holarctique (lac Baïkal)
Caryophyllidea*	4/45/140				Dulçaquicole
			Balanotaenidae	1/1	Sous-région australienne, sous-région Papouasie Nouvelle Guinée
			Lytocestidae	16/47	Mondiale, sauf néotropicale
			Caryophyllaeidae*	22/22	Mondiale, sauf sous-région australienne, sous-région néo-zélandaise
			Capingentidae	7/15	Océan Indien et mers connexes, néarctique (Russie)

					Marin
Diphyllidea	3/3/35		Echinobothriidae	1/28	Mondiale
			Macrobothriidae	1/1	Golfe Arabique
			Ditrachylobothriidae	1/2	Mondiale
Trypanorhyncha*	19/50/>300	Homeacanthoidea			Marin

* présenté dans le texte ; (1) Nombre minimum de Familles / Genres / Espèces ; (2) Nombre minimum de Genres / Espèces.

Les caryophyllides, Caryophyllidea Mackiewicz, 1994

Eucestodes de petite taille, au scolex rudimentaire muni d’un dispositif d’attachement peu marqué, la fimbria, et présentant un strobile non segmenté avec un ovaire postérieur (ces particularités ont conduit Yamaguti (1959) à les placer dans les Cestodaria), ces plathelminthes sont des parasites imaginaux du tube digestif de poissons. Ils ont une larve plérocercoïde et leur cycle passe par un ver annélide oligochète. L’ordre contient au moins 45 genres, répartis dans 4 familles dont une, les **Caryophyllaeidae** Leuckart, 1878, comporte 2 genres et 4 espèces. Le genre *Caryophyllaeus* Müller, 1787, souvent rencontré, est présenté ici (figure 161 A, B et C).


Scx
A
B
Vi
T
Pcir
Org
Vg
Ut
Ov
GMeh
Cd
Pcir
Ov
2 mm
5 mm

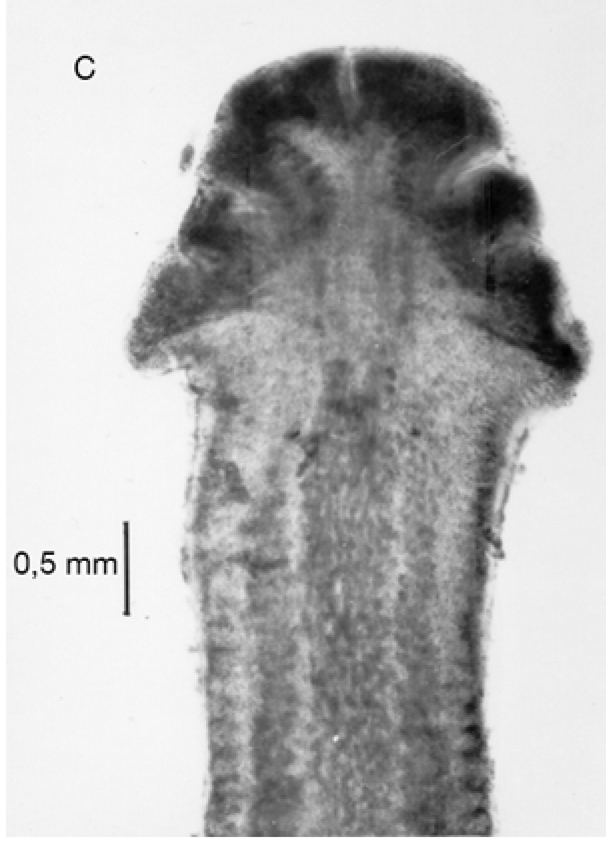

C
0,5 mm

Figure 161. ***Caryophyllaeus laticeps*** **(Caryophyllidea, Caryophyllidae). Adulte représentatif de l'ordre des Caryophyllidea.**

A. Vue d'ensemble du ver montrant le scolex rudimentaire muni d'un dispositif d'attachement peu marqué et le strobile non segmenté. B. Détail de l'extrémité postérieure du strobile dont les vitellogènes ventraux et dorsaux ne sont pas représentés. C. *Caryophyllaeus laticeps*. Extrémité antérieure d'un individu issu du contenu intestinal d'un cyprinidé.

Cd, canal déférent ; GMeh, glande de Mehlis ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Pcir, poche du cirre ; Scx, scolex ; T, testicule(s) ; Ut, utérus ; Vi, vitellogène ; Vg, vagin.

Les trypanorhynques, Trypanorhyncha Campbell et Beveridge, 1994

Les trypanorhynques sont des parasites imaginaux des élasmobranches, caractérisés par la présence d'un scolex pourvu de 4 trompes dévaginables, garnies de rangées de crochets, ainsi que de 4 bothries (ou bothria) sessiles (figure 162 A et B). Les stades larvaires évoluent, soit chez des élasmobranches, soit chez des téléostéens. L'ordre est divisé en 19 familles pour une cinquantaine de genres.

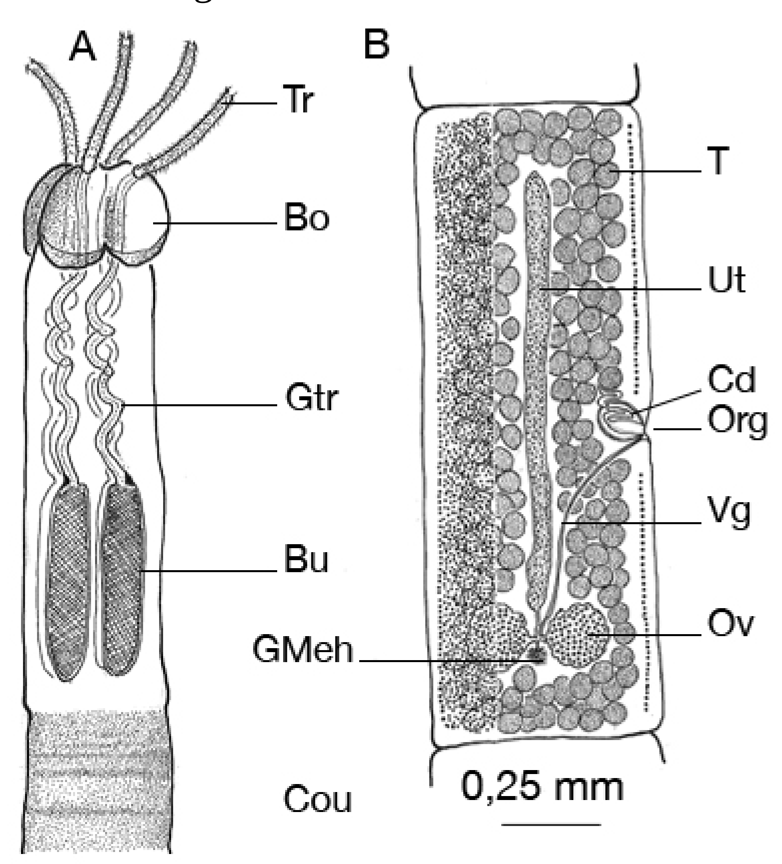


Figure 162. ***Tetrarhynchobothrium setiense*** **(Trypanorhyncha, Tetrarhynchobothriidae).**

Cet organisme est représentatif de l'ordre des Trypanorhyncha, parasites imaginaux des élasmobranches. A. Scolex pourvu de 4 trompes dévaginables garnies de rangées de crochets, ainsi que de 4 bothridies sessiles. B. Vue ventrale d'un proglottis mature montrant l'orifice génital en position latérale (les vitellogènes ne sont représentés que sur une moitié du proglottis).

Bo, bothridie ; Bu, bulbe ; Cd, canal déférent ; GMeh, glande de Mehlis ; Gtr, gaine de la trompe ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; T, testicule(s) ; Tr, trompe ; Ut, utérus, Vg, vagin.

Les tétraphyllidés, Tetraphyllidea Euzet, 1994

Parasites intestinaux d'élasmobranches et d'holocéphales, les tétraphyllidés ont un scolex doté de 4 bothridies (ou bothridia) en forme de feuille ou de trompette (figures 163 A et B et 164) et un strobile formé de proglottis bien distincts qui s'en détachent avant maturation et poursuivent indépendamment leur développement. Leur cycle, mal connu, passe par des crustacés et des céphalopodes, voire des téléostéens. L'ordre contient une soixantaine de genres répartis dans 6 familles.

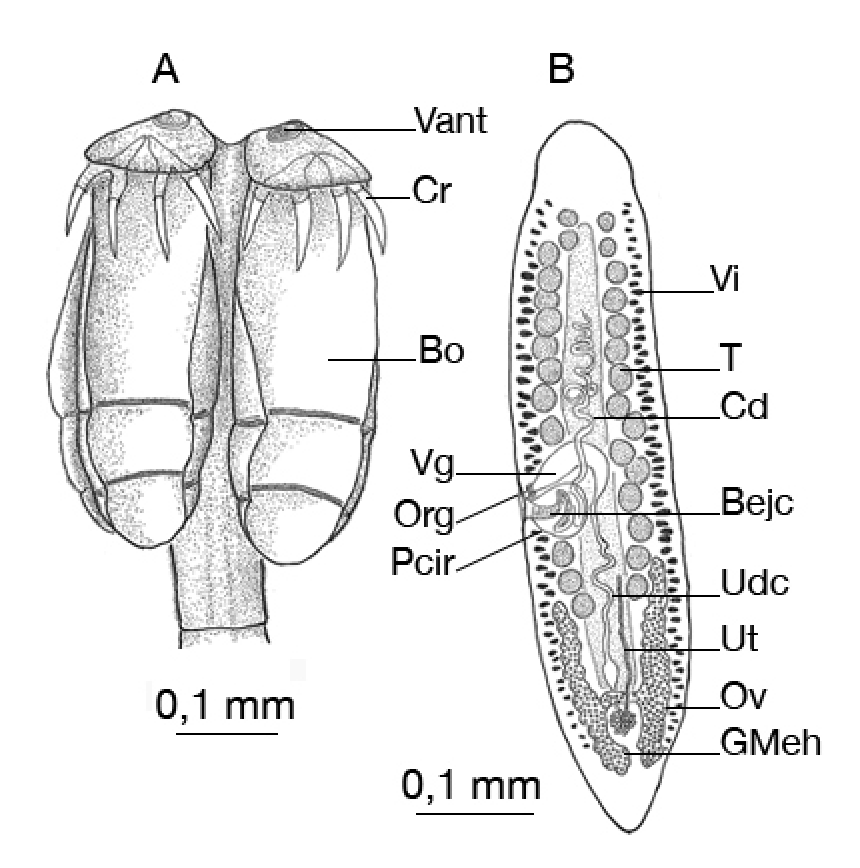


Figure 163. ***Acanthobothrium*** **sp. (Tetraphyllidea, Oncobothriidae).**

Individu illustrant l’ordre des Tetraphyllidea, parasites intestinaux d’élasmobranches et d’holocéphales. A. Scolex avec 4 bothridies en forme de feuille. B. Proglottis détaché avant maturation.

Bejc, bulbe éjaculateur ; Bo, bothridie ; Cd, canal déférent ; Cr, crochets ; GMeh, glande de Mehlis ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Pcir, poche du cirre ; T, testicule(s) ; Udc, utéroducte ; Ut, utérus ; Vant, ventouse antérieure ; Vg, vagin ; Vi, vitellogène.

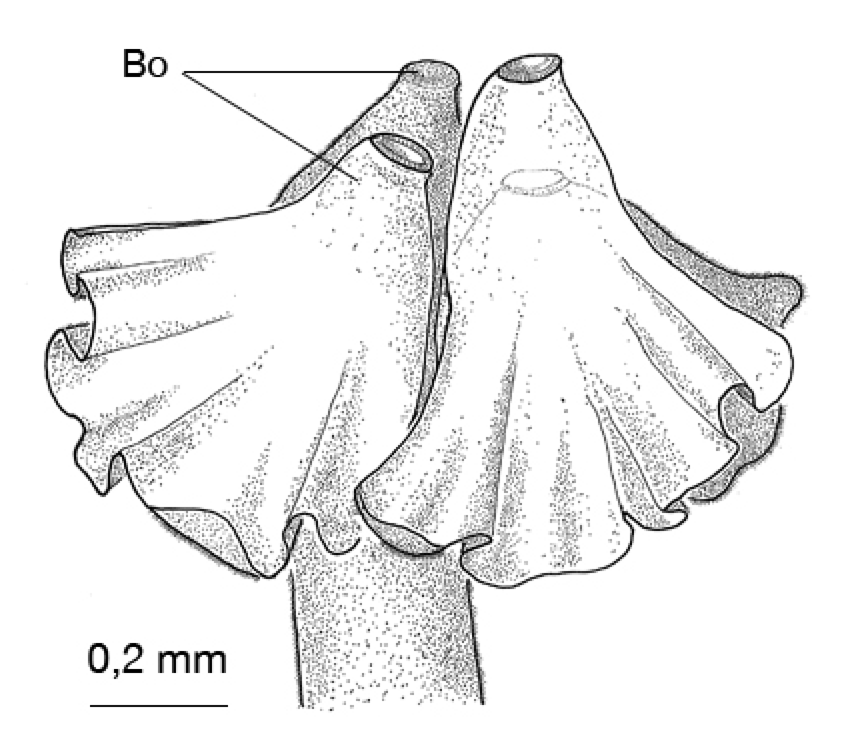


Figure 164. Scolex de *Phyllobothrium thridax* (Tetraphyllidea, Tetraphyllidae).

Individu montrant une autre forme rencontrée dans l’ordre des Tetraphyllidea : les 4 bothridies apparaissent en forme de trompette.

Bo, bothridie.

Les pseudophyllides, Pseudophyllidea Bray et al., 1994

Les pseudophyllides ont 1 scolex très simple, armé ou non, portant 2 sillons ou bothries et 1 strobile de longueur variable, dont les proglottis portent des testicules très développés, 1 ovaire postérieur et 1 pore génital en position dorsale, ventrale ou latérale. Ces parasites, imaginaux ou larvaires,

évoluent, d'abord chez un crustacé copépode qui héberge une larve procercoïde ; celle-ci se transforme en plérocercoïde chez le poisson, deuxième hôte intermédiaire. L'ordre contient une soixantaine de genres répartis en 8 familles dont 3 sont présentées ci-après ; 2 figurent dans la super-famille des **Bothriocephaloidea**, les **Bothriocephalidae** (adultes) et les **Triaenophoridae** (adultes et larves), et 1 dans la super-famille des **Diphyllobothriidea**, les **Diphyllobothriidae** (larves). Les familles présentées ont été choisies en raison de la prévalence de leurs membres chez les poissons et des troubles pathologiques qu'ils peuvent engendrer chez eux.

Les bothriocéphalidés, Bothriocephalidae Blanchard, 1849

Les bothriocéphalidés présentent : 1 scolex allongé, muni d'un disque apical aux bords parfois armés, 2 bothries allongées ; 1 strobile formé de proglottis en forme de cloche ; des orifices génitaux dorsaux, l'orifice mâle débouchant postérieurement à l'orifice femelle ; 1 sac utérin, mais pas de vésicule séminale musculaire externe. Ces organismes sont des parasites imaginaux de poissons (figure 165) et leur cycle passe par un copépode. *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934, d'origine asiatique, a déjà causé des troubles cliniques chez les cyprinidés, et notamment les carpes en élevage, mais aussi dans le milieu sauvage, en Europe (Denis *et al.*, 1983) et dans le monde (Scholz *et al.*, 2012).

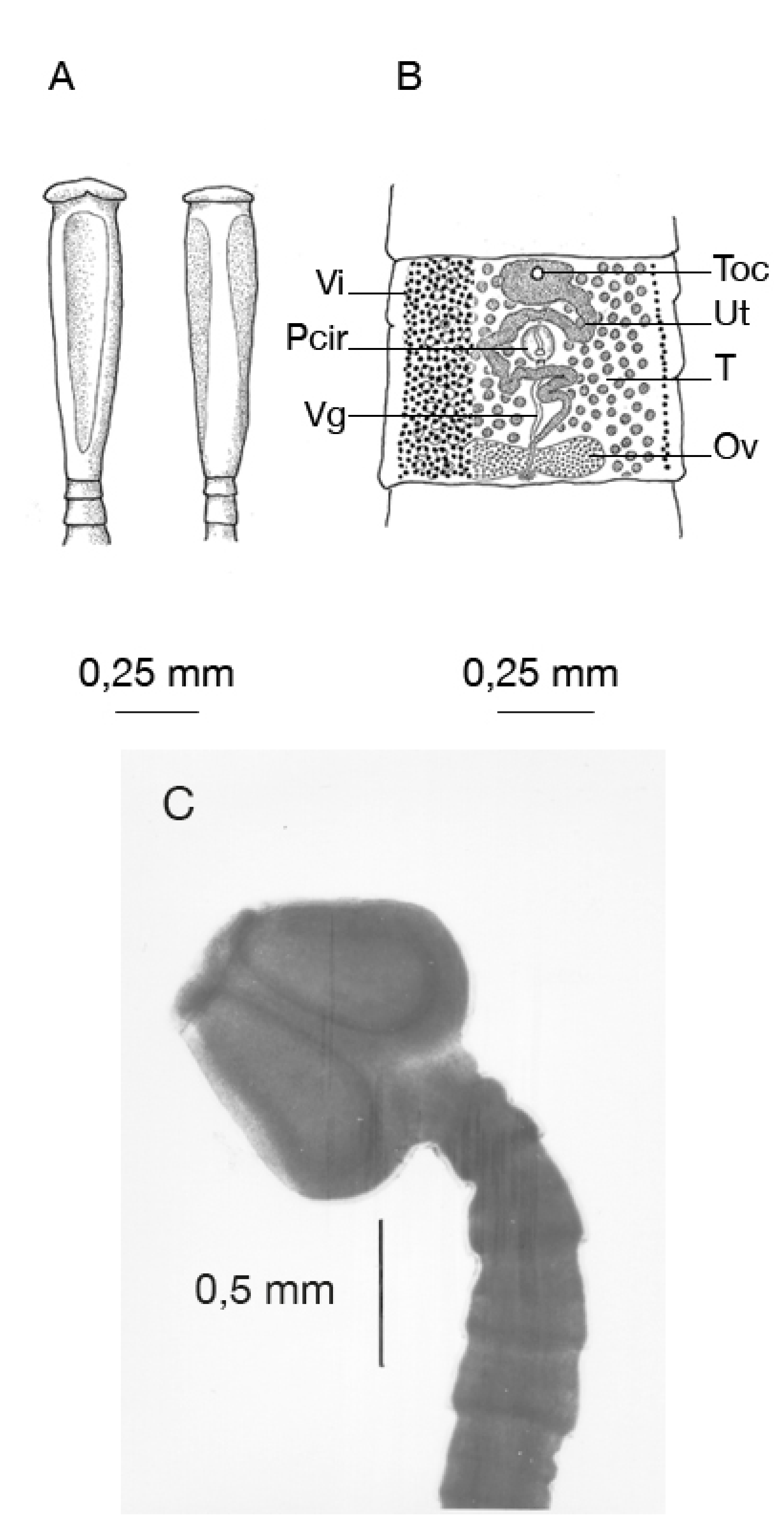


Figure 165. ***Bothriocephalus claviceps*** **(Pseudophyllidea, Bothriocephalidae).**

A. Le scolex très simple, inerme dans cette espèce, portant 2 sillons ou bothries. B. Les proglottis matures montrant les testicules très développés et l'ovaire postérieur. C. Photomicrographie d'un

spécimen de *Bothriocephalus acheilognathi* présent à l'observation microscopique du contenu intestinal d'une carpe parasitée.

Ov, ovaire ; Pcir, poche du cirre ; T, testicule(s) ; Toc, tocostome ; Ut, utérus ; Vg, vagin ; Vi, vitellogène.

Les triénophoridés, Triaenophoridae Lönnberg, 1889

Les triénophoridés adultes se caractérisent par : 1 scolex armé de 2 paires de crochets en forme de trident (figure 166), situés de part et d'autre des bothries piriformes ; la présence d'un sac utérin et l'absence de vésicule séminale musculaire externe. Au stade imaginal ils sont parasites du tube digestif des téléostéens carnassiers. La larve procercoïde se forme chez des copépodes qui ont ingéré un œuf. La larve plérocercoïde, d'un diamètre de 1 mm pour 10 mm de longueur environ (mais pouvant atteindre beaucoup plus), présente un scolex semblable à celui de l'adulte, un strobile asexué et se trouve lovée dans une capsule jaunâtre ou blanchâtre, située dans les masses musculaire ou viscérale (foie) de poissons perciformes et salmoniformes (voir Les affections du système digestif).

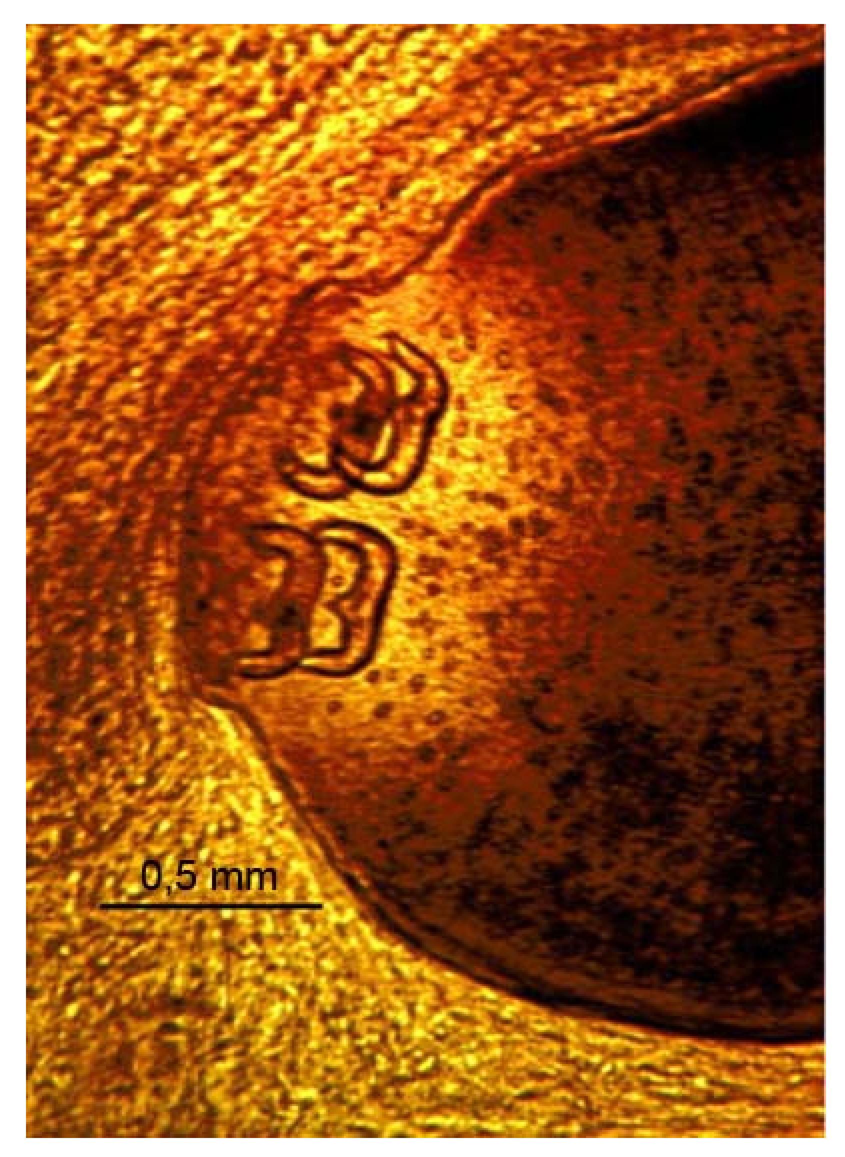


Figure 166. Triaenophoridae (Pseudophyllidea).

Photomicrographie du scolex d'un sujet présent dans le foie d'une perche *P. fluviatilis ;* noter les 4 crochets caractéristiques.

Les diphyllobothriidés, Diphyllobothriidae Lühe, 1910

Les diphyllobothriidés, bien segmentés et de grandes taille (> 1 m), ont un scolex comprimé dorso-ventralement, des orifices génitaux en position ventrale débouchant indépendamment ou dans un orifice mixte, une vésicule séminale musculaire externe et ils n'ont pas de sac utérin. Ces helminthes sont des parasites imaginaux oligoxènes de mammifères, dont l'homme (*Diphyllobothrium latum* Linnaeus, 1758, *D. nihonkaiense* Yamane *et al.*, 1986) (annexe 1 ⟳), qui se contamine en consommant des

poissons crus ou mal cuits. Leur larve procercoïde se développe en effet chez des copépodes et la larve plérocercoïde dans la cavité générale ou dans les masses musculaires de poissons planctonophages susceptibles, eux-mêmes, d'être ingérés par des mammifères carnassiers. La contamination de l'homme est possible s'il consomme de tels poissons crus ou mal préparés. L'identification de l'espèce reste cependant difficile. Le genre *Ligula* Bloch, 1782 (synonyme *Digramma* Cholodkovsky, 1914), parasite imaginal d'oiseaux ichthyophages, se rencontre fréquemment, à l'état de larve plérocercoïde, dans la cavité abdominale de nombreuses espèces de poissons cypriniformes (voir Les affections de la cavité péritonéale et du mésentère).

Les membres de l'actuel taxon des Pseudophyllidea montrent une grande hétérogénéité des points de vue morphologique, biologique et génétique. Aussi a-t-il été suggéré de les dédoubler en deux nouveaux ordres, les Bothriocephalidea, incluant les bothriocéphalidés et les triénophoridés strictement ichthyoparasites, et les Diphyllobothriidea dont les stades adultes se trouvent chez un oiseau ou un mammifère (Brabec *et al.*, 2006 ; Kuchta *et al.*, 2008).

Les protéocéphalides, Proteocephalidea Rego, 1994

Les protéocéphalides présentent : 1 scolex simple, portant 4 ventouses cupuliformes ; une 5e ventouse, apicale, plus ou moins développée ; des pores génitaux latéraux. Ils sont parasites imaginaux de téléostéens, surtout siluriformes (Rego, 1999), mais aussi, de batraciens et de reptiles (Scholz *et al.*, 2007). L'œuf contenant l'embryon hexacanthe est ingéré par un copépode dans la cavité générale duquel l'embryon se transforme en une larve procercoïde (également nommée métacestode, plérocercoïde ou cercoscolex) ; la larve évolue en ver adulte dès que l'hôte définitif a ingéré le copépode. La spécificité de ces vers vis-à-vis de leur hôte est relativement étroite. L'ordre est riche de 2 familles, les **Proteocephalidae** La Rue, 1911 et les **Monticelliidae** La Rue, 1911, et d'au moins 50 genres, dont, dans la première famille, *Corallobothrium* Fritsch, 1886 et *Proteocephalus* Weinland, 1858 (figure 167 A, B et C).

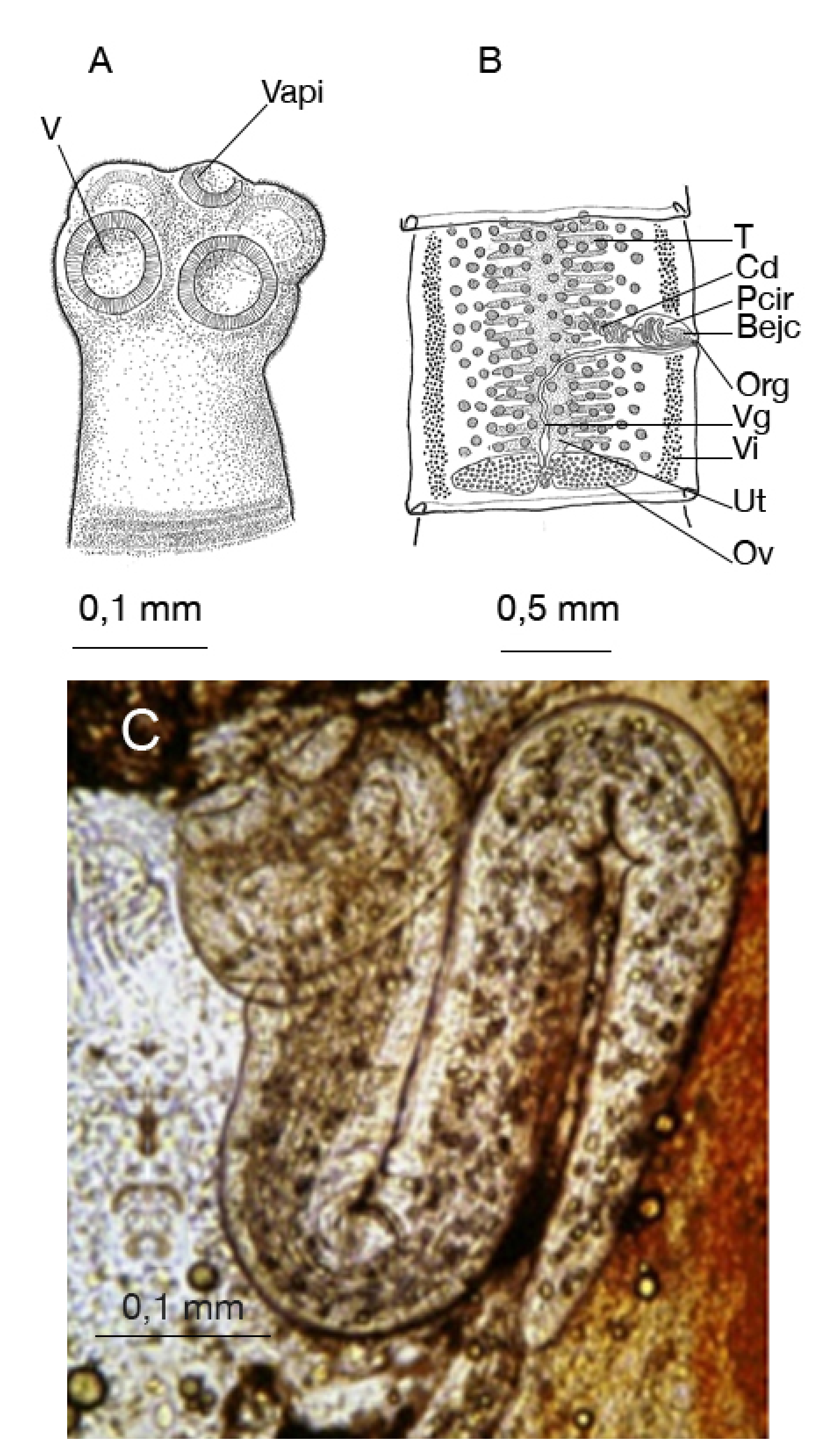


Figure 167. ***Proteocephalus*** **sp. (Proteocephalidea, Proteocephalidae).**

A. Scolex simple portant 4 ventouses cupuliformes et une 5e ventouse apicale. B. Un proglottis en vue ventrale montrant le pore génital latéral. C, photomicrographie d'un stade larvaire d'un protéocéphalidé, tel qu'il apparaît à l'observation microscopique du contenu intestinal d'un alevin d'omble chevalier *Salvelinus alpinus*.

Bejc, bulbe éjaculateur ; Cd, canal déférent ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Pcir, poche du cirre ; T, testicule(s) ; Ut, utérus ; V, ventouse ; Vapi, ventouse apicale ; Vg, vagin ; Vi, vitellogène.

Les cyclophyllides, Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900

Parmi les 18 familles de ce groupe, celle des **Gryporhynchidae** Spasskii et Spasskaya, 1973 mérite d'être évoquée : parasites imaginaux d'oiseaux ichthyophages, leurs larves métacestodes ont été décrites dans le tube digestif (lumière ou paroi), la vésicule biliaire, le mésentère ou le foie de nombreux téléostéens (Scholz *et al.*, 2004). Longues de quelques millimètres, elles présentent un rostre armé de plusieurs crochets (entre 2 et 40), de forme et de longueur variable. Le pouvoir pathogène de ces gryporhynchidés semble limité.

Les nématodes, Nematoda (Rudolphi, 1808) Lankester, 1877

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa; Eumetazoa ; Bilateria ; Pseudocoelomata

Caractéristiques communes aux nématodes

Les nématodes ou vers « ronds » sont des organismes pseudocœlomates (*Pseudoceolomata* Hyman, 1951) à symétrie bilatérale, d'une longueur le plus souvent inférieure à 40 mm, et dont le corps cylindrique, aux extrémités plus ou moins pointues, est délimité par une cuticule épaisse reposant sur une monocouche épithéliale (hypoderme), doublée, à l'intérieur, d'une musculature longitudinale (Brusca and Brusca, 2002) (figure 168). Pourvus d'un tube digestif complet, ils sont en revanche dénués d'appareils respiratoire, circulatoire et de protonéphridies,

l’excrétion étant assurée, soit par une cellule glandulaire ventrale (renette), soit par un système de canaux en forme de H, l’un et l’autre débouchant à l’extérieur par un pore excréteur ventral. Les sexes sont séparés et le développement post-embryonnaire comprend, à partir de l’œuf, 4 mues larvaires (L1 à L4) du fait de la cuticule, pour atteindre le stade adulte. Les nématodes, plus de 16 000 espèces décrites (Moravec, 1994), vivent à l’état libre dans les eaux et les sols ou à l’état parasitaire (40 %), imaginal ou larvaire, chez les plantes et les animaux, dont les poissons. Les nématodes parasites évoluent selon un cycle homoxène ou hétéroxène. Le cycle hétéroxène implique, comme hôtes intermédiaires, des organismes de position taxonomique très diverse (souvent des crustacés copépodes, amphipodes ou ostracodes, mais aussi des oligochètes, polychètes, diptères ou céphalopodes). Le cycle se complète lors de l’ingestion de l’hôte intermédiaire par l’hôte définitif ou par un hôte paraténique, lui-même ingéré par l’hôte définitif (figure 169).

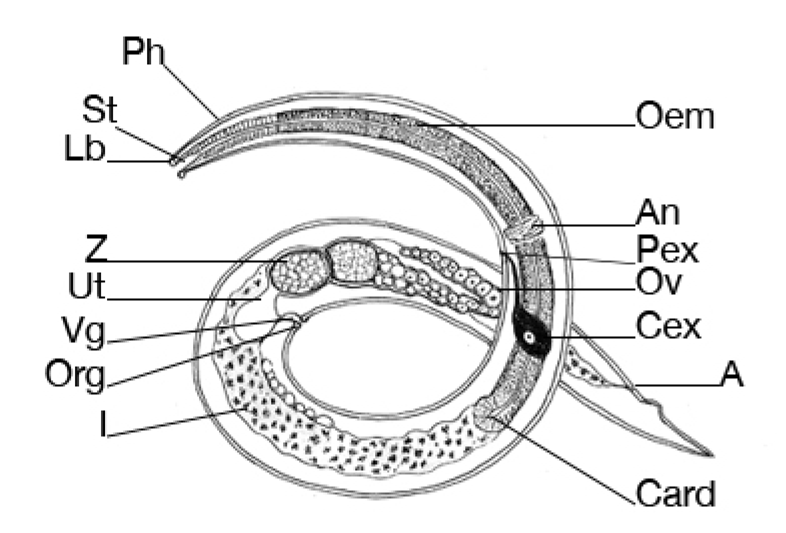


Figure 168. Diagramme schématique de l’organisation d’un nématode.

A, anus ; An, anneau nerveux ; Card, cardia ; Cex, cellule excrétrice ; I, intestin ; Lb, lèvres buccales ; Oem, œsophage musculaire ; Org, orifice génital ; Ov, ovaire ; Pex, pore excréteur ; Ph, pharynx ; St, stoma ; Ut, utérus ; Vg, vagin ; Z, œuf.

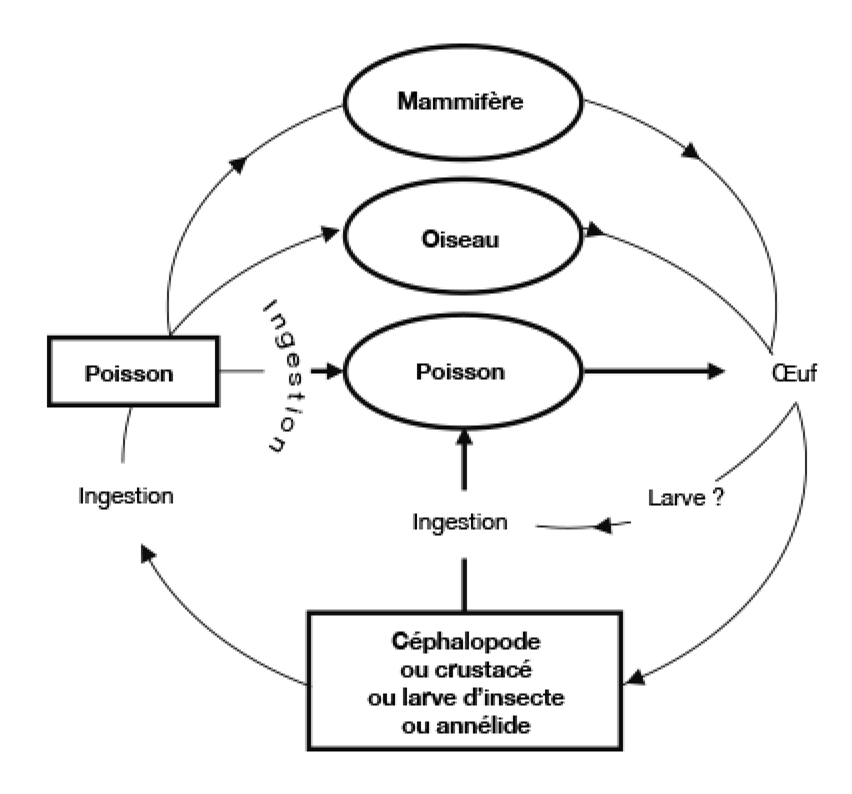


Figure 169. Cycle biologique des nématodes.

Sur le plan de la classification, établie selon des critères morphologiques et biologiques, le phylum se divise en deux classes, les **Adenophorea** et les **Secernentea**. C'est selon ce système de classification utilisé au Muséum national d'histoire naturelle de Paris et que suit également Moravec (1994), que nous présentons les nématodes. Les caractères propres aux super-familles décrites proviennent des 10 clés de détermination d'Anderson *et al.* (1974-1983).

Une autre classification reconnaissant trois classes avec des noms plus ou moins modifiés, fondée sur l'association de critères morphologiques et moléculaires, a été récemment proposée (Hodda, 2011) : la classe des Adenophorea donne naissance à 2 nouvelles classes, celle des Enoplea, qui n'héberge aucun ichthyoparasite, et celle des Dorylaimea qui comprend au moins 5 familles d'ichthyoparasites. La 3e classe, celle des Secernentea, devient celle des Chromadorea ; elle reçoit les nématodes ichthyoparasites précédemment affectés chez les Secernentea. En fait, les études génomiques

des nématodes ne cessent d'apporter de nouveaux éclairages sur ces vers (Dillman *et al.*, 2012).

Plus de 900 espèces ichthyoparasites sont recensées dans le monde, mais, comparées à d'autres groupes d'agents pathogènes, la plupart n'ont pas un impact important sur la santé des poissons. Pour cette raison, après avoir montré, sous la forme d'un tableau, la diversité des nématodes rencontrés chez les poissons (tableau 16), nous avons choisi de présenter un nombre limité de familles dont l'implication dans l'infestation de poissons est supérieure à celle des autres. Ceci posé, la présence de nématodes dans un poisson peut toujours constituer une interrogation diagnostique.

Tableau 16. Panorama des nématodes ichthyoparasites, de leurs biotope, aire géographique, stades parasitaires, hôtes et microhabitat. D'après Moravec, 1994 ; en collaboration avec L. Euzet.

Classe	Ordre	Sous-ordre	Superfamille	Famille / Sous-famille	(1)
Adenophorea	Enoplida		Dioctophymatoidea	Dioctophymatidae*	3/nd
			Trichuroidea	Capillariidae*	9/50
				Trichosomoididae	1/8

				Cystoopsidae*	1/2
Secernentea	Ascaridida		Ascaridoidea	Acanthocheilidae	2/5
				Anisakidae	20/200
				Anisakinae*	

* présenté dans le texte ; (1) espèce/genre, nombre minimum d’espèces et de genres ; nd : nombre de genres non déterminé ; (2) A : adulte ; L : larve ; R : réservoirs de parasites adultes autres que les poissons ; Œ : œufs ; Z : cas de zoonose connus.

Les nématodes ichthyoparasites

Les adénophores, Adenophorea von Linstow, 1905 (ex-Aphasmidia)

Ces nématodes ont en commun l’absence de déirides et de phasmides, la présence d’amphides à ouverture post-labiale, un œsophage cylindrique associé à des glandes œsophagiennes libres dans le pseudocœlome ou formant une bandelette accolée à la surface de l’œsophage, le stichosome. Ils possèdent, en outre, 3 glandes caudales à fonction excrétrice et des cellules hypodermiques mononucléées. Le système excréteur est dépourvu de canaux latéraux. Les mâles, diorchides ou monorchides, ont une rangée ventrale de glandes éjaculatoires. Les œufs, généralement asegmentés, sont émis munis d’opercules polaires (figure 170) ou éclosent *in utero*. Les adénophores forment 11 ordres répartis en 2 sous-classes et les ichthyoparasites larvaires ou imaginaux appartiennent à l’ordre des Enoplida Filipjev, 1929 (sous-classe des Enoplia Pearse, 1942).

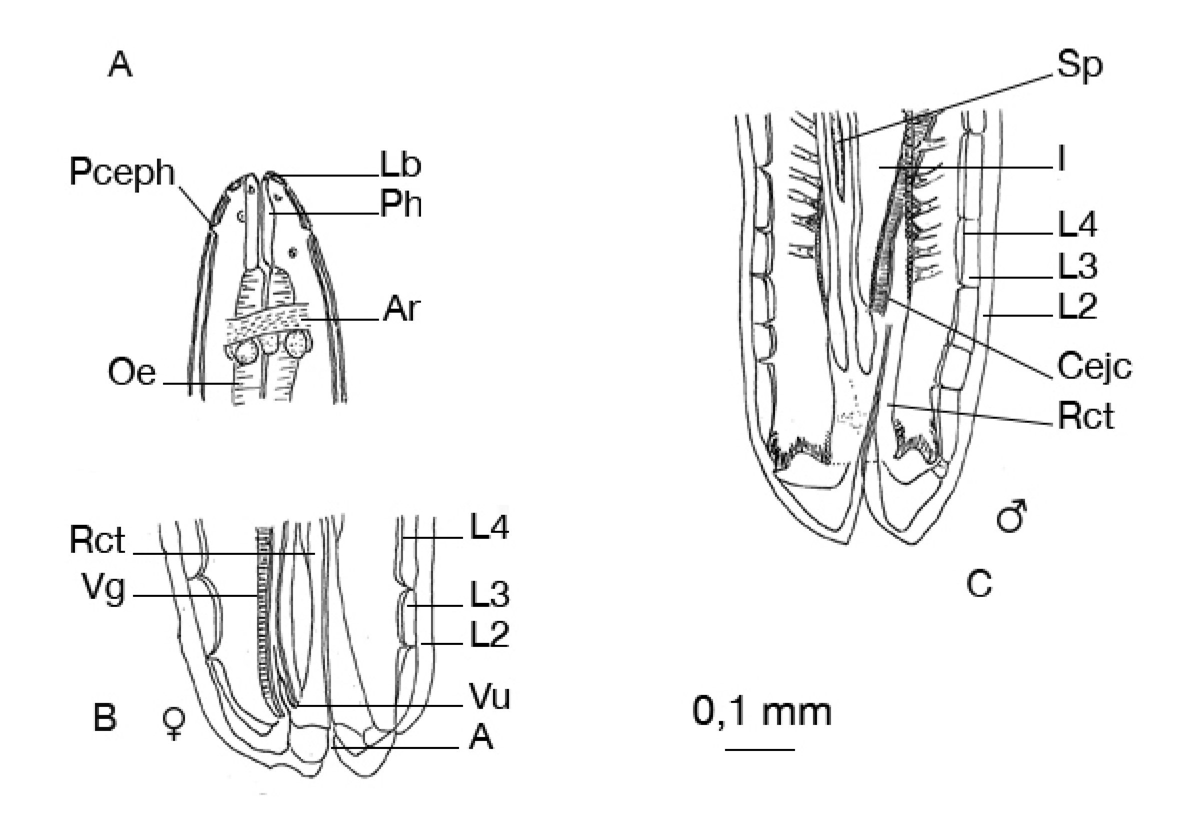


Figure 170. ***Eustrongylides tubifex*** **(Dioctophymatoidea, Dioctophymatoidae).**

Larves du 4e stade dans les mues des 2e et 3e stades. D'après Measures, 1988. A. Extrémité antérieure en vue dorsale ; B. Extrémité postérieure femelle en vue latérale ; C. Extrémité postérieure mâle en vue dorsale.

A, anus ; An, anneau nerveux ; Cejc, canal éjaculateur ; I, intestin ; L2, L3, L4, téguments des larves des 2e, 3e et 4e stades ; Lb, lèvres buccales ; Oe, œsophage ; Pceph, papilles céphaliques ; Ph, pharynx ; Rct, rectum ; Sp, ébauche de spicule en formation ; Vg, vagin ; Vu, vulve.

Les dioctophymatoïdes, Dioctophymatoidea Railliet, 1916

Ces vers ont le corps épais, massif, l'œsophage cylindrique bien développé, sans stichosome. La queue du mâle forme une bourse musculaire ventrale évoquant une ventouse. Les dioctophymatoïdes comprennent deux familles dont une, celle des **Dioctophymatidae** Railliet, 1915, renferme des parasites larvaires de poissons dulçaquicoles, hôtes paraténiques, les vers adultes infectant des vertébrés ichthyophages. Le premier hôte intermédiaire est un annélide oligochète. Les dioctophymatidés ont

l'ouverture orale entourée par 12 ou 18 papilles en 2 rangées circulaires, l'extrémité postérieure femelle arrondie et l'anus terminal ou subterminal. Trois genres ichthyoparasites : *Dioctophyme* Collet-Meygret, 1802, *Eustrongylides* Jägerskiöld, 1909 et *Hystrichis* Dujardin, 1845 engendrent la formation de kystes larvaires dans la cavité péritonéale, les muscles abdominaux et les viscères des poissons. Les deux premiers sont traités ci-après.

***Dioctophyme* Collet-Meygret, 1802**

Ce genre comporte une espèce cosmopolite, *D. renale* Goeze, 1782, qui a un corps jaunâtre de 6 à 10 mm de long et dont le primordium vulvaire se forme près du sphincter œsophago-intestinal.

***Eustrongylides* Jägerskiöld, 1909**

Holarctique, ce genre se caractérise par un primordium vulvaire situé près de l'anus terminal et comprend 3 espèces de longueur variant de 20 à 35 mm (figure 170). Leur pouvoir pathogène est notable et ces nématodes sont potentiellement des agents de zoonoses.

Les trichuroïdes, Trichuroidea Railliet, 1916

Les trichuroïdes ont : la partie antérieure du corps amincie, la postérieure pouvant être très large ; l'œsophage divisé en deux portions : l'antérieure, musculaire courte et la postérieure glandulaire longue, entourée par une, deux ou trois rangées longitudinales de stichocytes ; un spicule et une gaine spiculaire présents ou absents. Les œufs ont un bouchon à chaque pôle (figure 171). Trois familles présentent des ichthyoparasites, les **Capillariidae**, aux stades adulte et larvaire, les **Trichosomoididae** Hall, 1916 (Yorke et Maplestone, 1926) et les **Cystoopsidae**, au stade adulte. Seuls les capillariidés et cystoopsidés sont présentés ci-après.

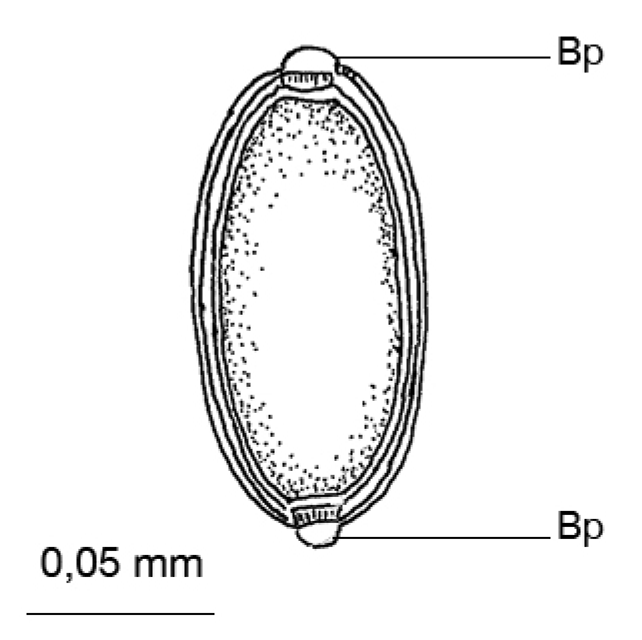


Figure 171. ***Schulmanela petruschewskii*** **(Trichuroidea, Capillariidae).**

Œuf avec les bouchons polaires typiques des Adenophorea. D'après Moravec, 1994.

Bp, bouchon polaire.

Les capillariidés, Capillariidae Railliet, 1915

Ils apparaissent filiformes et sont dotés d'un anus, d'une vulve située près de l'extrémité postérieure de l'œsophage, d'un spicule et d'une gaine spiculaire. Neuf genres comprennent plus de 50 espèces ichthyoparasites du tube digestif ou du foie. Les plus réputées pour leur pathogénicité sont, d'une part *Schulmanela petruschewskii* Shulman, 1948 (figure 172), ver euryxène du foie des poissons paléarctiques, et d'autre part des parasites intestinaux : *Piscicapillaria tuberculata* Linstow, 1914 chez les acipenseridés, *Pseudocapillaria tomentosa* Dujardin, 1843 chez les cypriniformes et *Capillaria pterophylli* Heinze, 1933, fréquent chez les cichlidés exotiques élevés en aquarium. Un capillariidé parasite larvaire, *Paracapillaria (Aonchotheca) philippinensis* Chitwood, Velasquez et Salazar, 1968, enkysté dans les tissus des poissons, est l'agent d'une zoonose en Extrême- Orient et en Afrique du Nord (annexe 1).

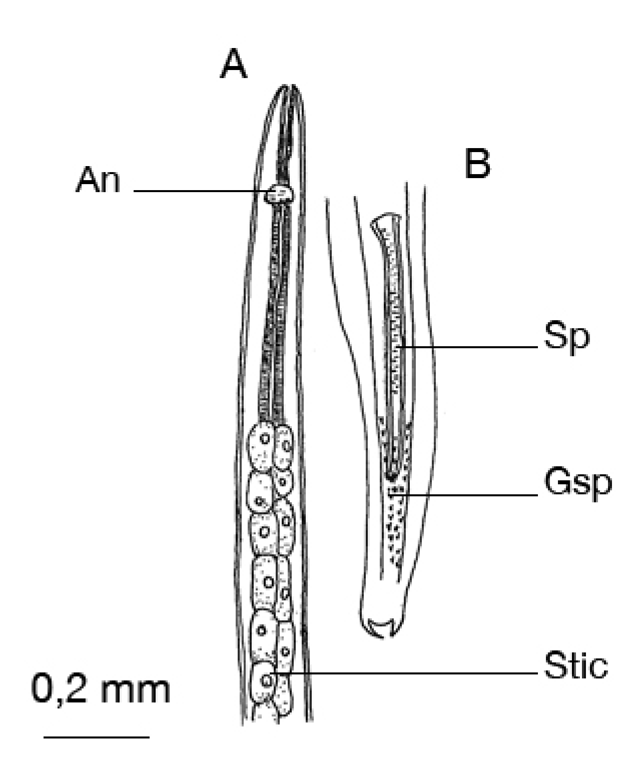


Figure 172. ***S. petruschewskii*** **(Trichuroidea, Capillariidae).**

D’après Moravec, 1980. A. Extrémité antérieure mâle. B. Extrémité postérieure mâle.

An, anneau nerveux ; Gsp, gaine de spicule ; Sp, spicule ; Stic, stichosome.

Les cystoopsidés, Cystoopsidae Skrjabin, 1923

Ces parasites holarctiques ont l’anus atrophié, l’intestin dilaté en sac, la vulve près de l’anneau nerveux. La partie antérieure de la femelle est filiforme et la postérieure élargie en vésicule (figure 173). L’espèce *Cystoopsis acipenseri* Wagner, 1867, parasite la peau des acipenséridés formant des kystes sous-cutanés contenant chacun un mâle (2-3 mm) et une femelle (6-8 mm).

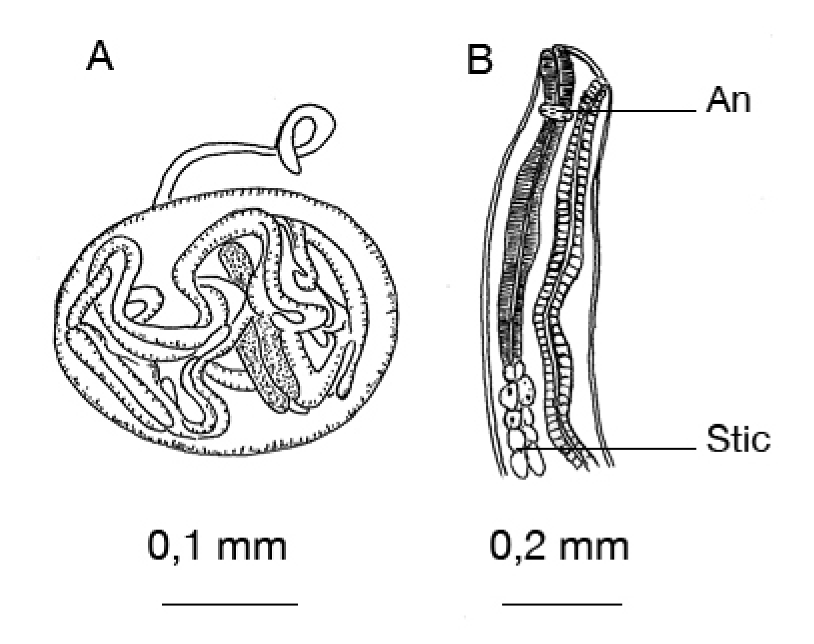


Figure 173. ***Cystoopsis acipenseris*** **(Trichuroidea, Cystoopsidae).**

A. Femelle. D'après Janicki et Rašin, 1930. B. Extrémité antérieure femelle. D'après Lomakin, *in* Bauer, 1987.

An, anneau nerveux ; Stic, stichosome.

Les secernentes, Secernentea von Linstow, 1905

Les nématodes de cette classe sont dotés de phasmides généralement postérieures, d'amphides à ouverture labiale en forme de fente ou de pores peu visibles, de déirides localisées au niveau de l'œsophage et de 3 glandes œsophagiennes. L'hypoderme est syncytial, le système excréteur tubulaire et les glandes caudales et hypodermiques sont absents. Les mâles, monorchides, sont munis de papilles caudales généralement disposées en deux rangées subventrales et sont souvent dotés d'ailes caudales. Les œufs sont dépourvus de bouchons polaires. Les secernentes regroupent la plupart des nématodes parasites de vertébrés et se divisent en trois sous-classes, dont celle des **Spiruria**Maggenti, 1991 qui renferme l'essentiel des vers ichthyoparasites dans 3 de ses 4 ordres : **Ascaridida**, **Spirurida** et **Oxyurida** Weinland, 1858. Seuls les 2 premiers sont présentés ci-après.

Les ascaridides, Ascaridida Skrjabin et Schulz, 1940

Ces nématodes ont l'extrémité antérieure triradiée, une bouche à trois lèvres ou sans lèvres et un œsophage variable, mais non divisé en portions musculaire et glandulaire. L'ordre comprend 4 super-familles. Les ichthyoparasites appartiennent à 2 super-familles, les **Ascaridoidea** (1 famille présentée ici) et les **Seuratoidea** (2 familles présentées).

Les ascaridoïdes, Ascaridoidea Railliet et Henry, 1915

Les anisakidés, Anisakidae Railliet et Henry, 1912

Les membres de cette famille possèdent les caractères de la super-famille : trois lèvres généralement de grande taille chez l'adulte ; papilles caudales nombreuses chez le mâle ; absence de ventouse pré-cloacale. Pour la famille, il s'y ajoute : un œsophage doté d'un ventricule oblong à cylindrique ou globuleux ; un système excréteur asymétrique, ayant une seule branche à gauche ; la présence variable d'appendice œsophagien et de cæcum intestinal. La famille comprend une vingtaine de genres et plus de 200 espèces, répartis en 2 sous-familles, **Anisakinae** et **Raphidascaridinae**, qui sont décrites ci-après.

Les anisakinés, Anisakinae Railliet et Henry, 1912

Les anisakinés se caractérisent par un pore excréteur situé à la base des lèvres (figure 174). Ces nématodes sont des ichthyoparasites larvaires (voir Les affections de la musculature squelettique et Les affections de la cavité péritonéale et du mésentère), et, en raison de la faible spécificité d'hôte de leurs larves, ils constituent un risque d'infestation humaine après la consommation de poissons infectés, ingérés crus ou insuffisamment cuits (annexe 1). Les *Anisakis* Dujardin, 1845 ont le ventricule allongé ; l'appendice ventriculaire et le cæcum intestinal sont absents. Adultes, ils infestent les mammifères marins et, exceptionnellement, des oiseaux. Trois espèces existent dans les eaux des mers européennes : *A. simplex* Rudolphi, 1809, *A. typica* Diesing, 1860 et *A. physeteris* Baylis, 1923. *Pseudoterranova* Mozgovoi, 1951 (1 espèce : *P. decipiens* Krabbe, 1878) a un ventricule allongé ; l'appendice est absent et le cæcum présent ; il infecte

des Pinnipèdes au stade adulte. Les espèces du genre *Contracæcum* Raillet et Henry, 1912 (une dizaine en Europe, difficiles à distinguer au stade larvaire) ont le ventricule arrondi, un appendice ventriculaire postérieur, un cæcum antérieur ; elles infestent, au stade adulte, des oiseaux ichthyophages en milieu dulçaquicole ou saumâtre, ainsi que des mammifères en milieu marin.

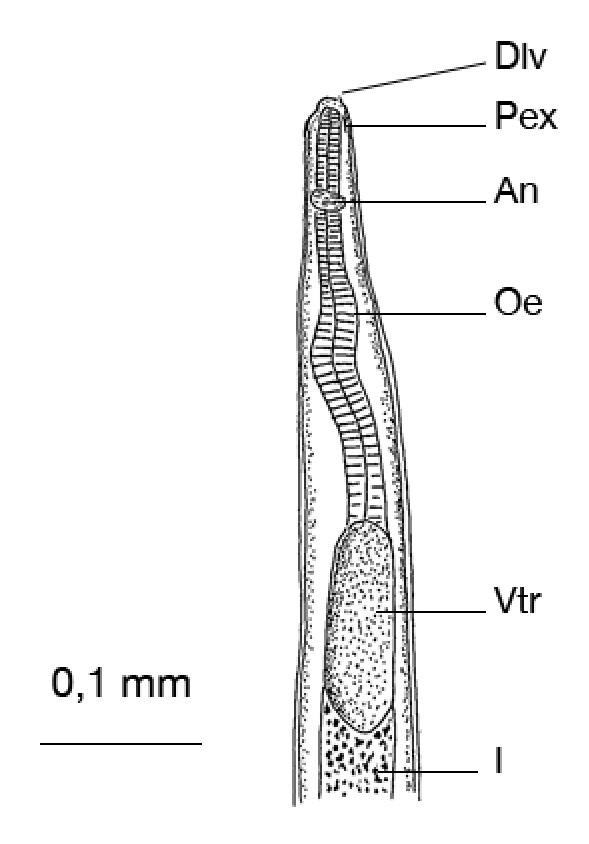


Figure 174. *Anisakis simplex* (Ascaridoidea, Anisakidae).

Larve L3 région antérieure. D'après Petter et Maillard, 1987.

An, anneau nerveux ; Dlv, dent larvaire ; I, intestin ; Oe, œsophage ; Pex, pore excréteur ; Vtr, ventricule.

Les raphidascaridinés, Raphidascaridinae Hartwich, 1954

Les raphidascaridinés ajoutent aux caractères familiaux un pore excréteur au niveau de l'anneau nerveux et un ventricule globuleux, muni d'un appendice dirigé postérieurement. Ces nématodes sont ichthyoparasites à l'état adulte dans le tube digestif, tandis que les larves, munies d'une dent larvaire et peu spécifiques d'hôtes, sont libres dans la cavité abdominale ou

enkystées dans les tissus de l'hôte où leurs lésions peuvent être fatales. Ils constituent la sous-famille la plus nombreuse des ascarides avec plus de 100 espèces et une dizaine de genres décrits et nous citons *Goezia*, *Hysterothylacium* et *Raphidascaris*. Le genre *Goezia* Zeder, 1800, cosmopolite, compte une vingtaine d'espèces dont plusieurs sont pathogènes, comme *G. ascaroides* Goeze, 1782 infectant principalement les silures, en Europe. Le genre *Hysterothylacium* Ward et Magath, 1917 (figure 175), également cosmopolite, comprend une centaine d'espèces dont la plupart parasitent des poissons marins ou euryhalins. Les plus fréquentes sont *H. aduncum* Rudolphi, 1802 et *H. fabri* Rudolphi, 1819, parasites euryxènes de poissons téléostéens (le second en Méditerranée), ainsi que les espèces sténoxènes *H. bidentatum* Linstow, 1899 chez les acipenséridés, *H. incurvum* (Rudolphi, 1819) Deardorff et Overstreet, 1981 chez les xiphiidés et istiophoridés, et enfin *H. cornutum* Stossich, 1904 et *H. rigidum* (Rudolphi, 1819) Deardorff et Overstreet, 1981, parasites respectifs des genres *Thunnus* et *Lophius*. *Raphidascaris* Railliet et Henry, 1915, avec l'espèce *R. acus* Bloch, 1799, parasite de divers poissons téléostéens, dont principalement les genres *Esox* et *Salmo*, est pathogène aux stades adulte et larvaire. Le cycle biologique comporte des invertébrés comme hôtes paraténiques pour les L2, des poissons comme hôtes intermédiaires, ainsi que comme hôtes paraténiques pour les L3.

Figure 175. *Hysterothylacium aduncum* (Ascaridoidea, Anisakidae).

Région antérieure. D'après Petter et Maillard, 1988.

An, anneau nerveux ; Apo, appendice œsophagien ; Ci, cæcum intestinal ; I, intestin ; Lb, lèvres buccales ; Oe, œsophage ; Pex, pore excréteur ; St, stoma (cavité buccale) ; Vtr, ventricule.

Les seuratoïdes, Seuratoidea Chabaud, Campana-Rouget et Brygoo, 1959

Les caractères de la super-famille sont : lèvres buccales très réduites ou absentes, œsophage court, ventricule absent, papilles caudales mâles peu nombreuses (moins de onze paires) et ventouse pré-cloacale présente ou absente. La super-famille comprend au moins 2 familles, les cucullanidés et les quimpériidés, certains auteurs en individualisant une troisième, les océanocucullanidés, **Oceanocucullanidae** Le Van Hoa, 1973, à partir des cucullanidés.

Les cucullanidés**, Cucullanidae** Cobbold, 1864 partagent avec les **Quimperiidae** (Gendre 1928) Baylis 1930, comme eux ichthyoparasites imaginaux du tube digestif, les caractères de la super-famille. S'y ajoutent les caractères familiaux propres : grande cavité buccale formée par des modifications de l'extrémité antérieure de l'œsophage (œsophagostome), entourée par du tissu œsophagien, ouverture orale allongée dorso-ventralement et lumière œsophagienne avec armature cuticulaire marquée.

Les cucullanidés comprennent plus de 100 espèces réparties entre 4 genres dont 3 sont présentés ci-dessous. Pour Moravec, 1994, les 2 premiers ne forment en fait qu'un seul et même genre.

Truttaedacnitis Petter, 1974 (syn. *Cucullanus*)

Aux caractères de la famille, ces cucullanidés ajoutent une bouche dépourvue de cadre cuticulaire, très inclinée dorsalement sur l'axe longitudinal du corps et l'absence de cæcum intestinal. Le groupe comporte une dizaine d'espèces holarctiques, sténoxènes, certaines étant pathogènes, comme *T. truttae* Fabricius, 1794 (figure 176) qui infecte principalement les salmonidés avec un cycle impliquant des larves de lamproies pour hôte intermédiaire, et *T. sphaerocephala* Rudolphi, 1809, parasite d'acipenséridés.

Figure 176. *Cucullanus truttae* (Seuratoidea, Cucullanidae).

A. Région antérieure. B. Extrémité postérieure mâle. D'après Moravec et Malmquist, 1977.

An, anneau nerveux ; Gub, gubernaculum ; I, intestin ; Oe, œsophage ; Oest, œsophagostome ; Pcl, papilles cloacales ; Pex, pore excréteur ; Phas, phasmides, Sp, spicule ; Vpc, ventouse pré-cloacale.

Cucullanus Müller, 1777

La bouche, pourvue d'un cadre cuticulaire, n'a qu'une légère inclinaison dorsale, le cæcum intestinal est absent. Le genre, cosmopolite et euryxène, compte plus de 100 espèces infectant le tube

digestif des poissons de tous milieux. Parmi les espèces les plus fréquemment rencontrées, on peut citer *C. cirratus* Müller, 1777 chez les gadidés et merlucciidés, *C. heterochrous* Rudolphi, 1802 chez les pleuronectidés et soleïdés et *C. hians*, Dujardin, 1845 chez les anguillidés.

***Dichelyne* Jägerskiöld, 1902**

La bouche, avec cadre cuticulaire, est perpendiculaire à l'axe du corps, le cæcum intestinal est présent. Parmi une vingtaine d'espèces, on remarque en Europe *D. minutus* Rudolphi, 1819 chez des pleuronectidés et *D. tripapillatus* (Gendre, 1927) Tornquist, 1931 chez *Pagellus erythrinus.*

Les spirurides, Spirurida Chitwood, 1933

Les spirurides ont l'extrémité antérieure à symétrie bilatérale ; 1 bouche dotée de 2 lèvres latérales (pseudolèvres) ou dépourvue de lèvres ; 1 œsophage généralement divisé en partie antérieure musculaire courte, et partie postérieure glandulaire longue ; absence de ventouse pré-cloacale. Les ichthyoparasites appartiennent à 9 super-familles réparties en 2 sous-ordres, les **Camallanina** (3 familles présentées ici) et les **Spirurina** (2 familles présentées).

Les camallanines, Camallanina Chitwood, 1936

Ces vers ont les caractères de l'ordre avec les particularités suivantes : pseudolèvres absentes ; glandes œsophagiennes généralement mononucléées ; larves sans crochets céphaliques avec phasmides bien développées ; reproduction vivipare ou ovovivipare avec des copépodes pour hôtes intermédiaires principaux. Les ichthyoparasites se rencontrent dans deux super-familles : les **camallanoïdes** et les **dracunculoïdes.**

Les camallanoïdes, Camallanoidea Travassos, 1920

Les camallanidés, Camallanidae Railliet et Henry, 1915

La famille des camallanidés, cosmopolite, est caractérisée par une capsule buccale bien développée dont la paroi valvaire, épaisse, porte des crêtes longitudinales ; elle est divisée en 2 valves latérales et se réduit, en arrière des valves, à un anneau basal ; la présence des tridents est variable (figure 177). Elle comprend plus de 200 espèces parasites des poissons marins et dulçaquicoles, réparties en 6 genres dont 2 sont présentés ici : *Procamallanus* et *Camallanus.*

Figure 177. *Camallanus moraveci* (Camallanoidea, Camallanidae).

Région antérieure. D'après Petter, *et al.*, 1974.

Cab, capsule buccale ; I, intestin ; Oe, œsophage ; Oem, œsophage musculaire ; Ut, utérus.

***Procamallanus* Baylis, 1923**

Ces vers ont une capsule buccale indivise, dépourvue de trident et à surface interne lisse. Plus de 30 espèces ichthyoparasites sont reconnues en régions néotropicale, éthiopienne et orientale. L'une d'elles, *P. spiculogubernaculus* Agarwal, 1958, parasite de la paroi gastrique, est signalée comme pathogène chez *Heteropneustes fossilis* (Sinha et Sinha, 1988).

***Camallanus* Railliet et Henry, 1915**

Le genre, cosmopolite, est ichthyoparasite en tous milieux et comporte une centaine d'espèces. Deux d'entre elles, infectant les poissons dulçaquicoles européens, sont connues comme pathogènes : *C. lacustris* Zoega, 1776, aux tridents courts, dépassant à peine le bord postérieur de la capsule buccale, infecte principalement les percidés, son cycle biologique implique, outre les crustacés, hôtes intermédiaires, l'existence de poissons hôtes paraténiques ; *C. truncatus* Rudolphi, 1814, aux tridents longs excédant le bord postérieur de la capsule, infecte surtout les poissons du genre *Sander* (les sandres), mais se retrouve aussi chez d'autres percidés. Deux

autres espèces, *C. cotti* Fujita, 1927 et *C. moraveci* Petter, Cassone et France, 1974 (figure 177), parasites de cypriniformes et cyprinodontidés d'origine néotropicale, sévissent dans les élevages de poissons exotiques et en aquariophilie (exemple du guppy, *Poecilia reticulata*, présenté dans Les affections du système digestif).

Les dracunculoïdes, Dracunculoidea Cameron, 1934

Les anguillicolidés, Anguillicolidae Yamaguti, 1935

Les caractères de la famille sont : corps fusiforme ; petite capsule buccale ; œsophage indivis, court, et large intestin sombre, distendu ; spicules absents ; queue du mâle sans ailes caudales ; vulve postérieure ; ovoviviparité. Les anguillicolidés sont une des 2 familles de dracunculoïdes ichthyoparasites présentées, sur les 9 existantes (tableau 16). Elle renferme 1 genre et 5 espèces affectant la vessie gazeuse des anguilles (voir Les affections du système digestif). Deux espèces du genre *Anguillicoloides* syn *Anguillicola* Yamaguti, 1935, d'origine exotique, se rencontrent en Europe : *A. crassus* Kuwahara, Niimi et Itagaki, 1974 et *A. novaezelandiae* Moravec et Taraschewski, 1988. *Anguillicola crassus* possède une extrémité antérieure renflée (figure 178) ; son cycle biologique met en jeu des copépodes et des ostracodes comme hôtes intermédiaires, ainsi que de nombreux poissons hôtes paraténiques qui contribuent à amplifier considérablement le risque d'infestation ; ce ver s'est montré très pathogène pour l'anguille européenne *A. anguilla*. Chez *A. novaezelandiae*, l'extrémité antérieure est légèrement enflée et séparée du corps par une constriction.

Figure 178. *Anguillicola crassus* (Dracunculoidea, Anguillicolidae).

A. Région antérieure ; B. Extrémité postérieure mâle. D'après Dupont et Petter, 1988.

A, anus ; An, anneau nerveux ; Bpost, bulbe postérieur ; Cab, capsule buccale ; Glr, glandes rectales ; I, intestin ; Oe, œsophage ; Pcl, papilles cloacales ; Pex, pore excréteur ; Vaoe : valve œsophagienne.

Les philométridés, Philometridae Baylis et Daubney, 1926

Les philométridés ont les caractéristiques suivantes : femelle didelphe, au corps allongé avec extrémités arrondies ; mâles de taille bien inférieure aux femelles ; partie glandulaire de l'œsophage courte ou absente ; capsule

buccale absente ; spicules présents ; queue du mâle arrondie et très courte (excepté chez *Philonema*) ; vulve équatoriale, atrophiée chez les femelles gravides ; anus atrophié ; vivipare. Les cycles biologiques connus comportent des copépodes comme hôtes intermédiaires. Les philométridés comptent une quinzaine de genres, dont 4 se rencontrent chez les poissons européens et 3 sont présentés ci-après : *Philonema*, *Philometra* et *Philometroides*.

***Philonema* Kuitunen-Ekbaum, 1933**

La queue est conique chez les 2 sexes et la glande œsophagienne, plurinucléée. Quatre espèces holarctiques infectent surtout les salmonidés ; les formes juvéniles se retrouvent dans les séreuses et la vessie gazeuse, les adultes dans la cavité abdominale.

***Philometra* Costa, 1845**

Les caractéristiques sont : queue arrondie chez les 2 sexes ; glande œsophagienne unicellulaire confinée aux parois de l'œsophage ; cuticule lisse chez la femelle gravide. Cosmopolite, le genre *Philometra* présente une cinquantaine d'espèces infestant la cavité générale, les téguments (voir Les affections des téguments) ou le système circulatoire des poissons dulçaquicoles et marins. En milieu dulçaquicole européen, se trouvent par exemple : *P. abdominalis* Nybelin, 1928 (figure 179), parasite des genres *Gobio*, *Phoxinus et Leuciscus ;P. kotlani* Molnar, 1969, parasite d'*Aspius ; P. obturans* Prenant, 1886 infectant *E. lucius* et dont les larves se rencontrent aussi chez les percidés et les cyprinidés (hôtes paraténiques) ; *P. ovata* Zeder, 1803, parasite des genres *Abramis, Blicca, Aspius* et *Tinca ;P. rischta* Skrjabin, 1917, parasite des *Aspius*, *Abramis, Alburnus, Blicca, Rutilus* et *Scardinius*. Ces espèces sont pathogènes, en particulier *P. abdominalis, P. obturans* et *P. rischta*. Parmi les nombreuses *Philometra* de poissons marins, la plus connue est

P. globiceps Rudolphi, 1819, parasite des genres *Uranoscopus*, *Phycis*, *Citharus* et autres perciformes.

Figure 179. ***Philometra abdominalis*** **(Dracunculoidea, Philometridae).**

A. Région antérieure ; B. Extrémité postérieure femelle. D'après Moravec, 1994.

An, anneau nerveux ; Gloe, glandes œsophagiennes ; I, intestin ; Oe, œsophage ; Ov, ovaire ; Phas, phasmides ; Ut, utérus.

Philometroides **Yamaguti, 1935**

Ses représentants partagent les caractères des *Philometra*, mais avec, en sus, une cuticule portant des excroissances ou des bosses. Le genre, cosmopolite, englobe une vingtaine d'espèces dont 2, *P. cyprini* Ishii, 1931 et *P. sanguinea* Rudolphi, 1819, infestent respectivement des poissons dulçaquicoles des genres *Cyprinus* et *Carassius*.

Les spirurines, Spirurina Chabaud, 1974

Les spirurines ont, outre les caractères de spirurides : ouverture orale munie de petites pseudolèvres, quelquefois rudimentaires ; capsule buccale (stoma) généralement tubulaire et allongée, modérément sclérifiée ; glandes œsophagiennes plurinucléées ; portions musculaire et glandulaire œsophagiennes bien différenciées. Leurs larves ont des crochets céphaliques et des phasmides peu visibles. Les hôtes intermédiaires sont d'autres crustacés que des copépodes (excepté chez les **Gnathostomatidae**). Les ichthyoparasites appartiennent à 7 super-familles et familles dont 2, **Cystidicolidae** et **Gnathostomatidae**, sont présentées ci-après au sein des super-familles des **Habronematoidea et Gnathostomatoidea**.

Les habronématoïdes, Habronematoidea Chitwood et Wehr, 1932

Les cystidicolidés, Cystidicolidae Skrjabin, 1946

Seuls représentants ichthyoparasites de la super-famille, les cystidicolidés ont les caractéristiques suivantes : pseudolèvres ne couvrant pas toute la surface céphalique ; ouverture orale à symétrie bilatérale bien définie ; ailes caudales présentes chez le mâle. La famille inclut plus de 100 espèces marines et dulçaquicoles, réparties en une quinzaine de genres, parasites du tube digestif et de la vessie gazeuse, dont *Ascarophis* van Beneden, 1871, *Capillospirura* Skrjabin, 1924, *Collarinema* Sey, 1970, *Comephoronema* Layman, 1933, *Cristitectus* Petter, 1970, *Cyclozone* Dogiel, 1932, *Cystidicola* Fischer, 1798, *Spinitectoides* Petter, 1969, *Spinitectus* Fourment, 1883, *Sterliadochona* Skryabin, 1948. Trois sont présentées ci-dessous.

Cystidicola Fischer, 1798

Les *Cystidicola* ont un stoma allongé bien sclérifié, des pseudolèvres rudimentaires, chacune formant une petite protubérance conique, l'ouverture orale armée de 2 rangées de denticules : la rangée externe en associe 4 proéminents et 16 larges, l'interne 4 dorsaux, 4 ventraux et 2 × 4 latéraux ; œufs embryonnés pourvus de filaments ou d'une paire de flotteurs latéraux. Holarctiques, 2 ou 3 espèces en sont connues qui parasitent la vessie gazeuse des salmonidés (voir Les affections du système digestif), osmëridés et, éventuellement, d'autres poissons. Leur cycle passe par un hôte intermédiaire amphipode. Une espèce est européenne, *C. farionis* Fischer, 1798 (figure 180).

Figure 180. *Cystidicola farionis* (Habronematoidea, Cystidicolidae).

Région antérieure. D'après Ko et Anderson, 1969.

An, anneau nerveux ; Oe, œsophage ; Oem, œsophage musculaire ; Pex, pore excréteur ; St, stoma (cavité buccale).

Spinitectus Fourment, 1883

Les *Spinitectus* sont des cystidicolidés dont la cuticule porte des anneaux transversaux denticulés ; œufs embryonnés pourvus ou non de filaments ou de bouchons polaires. Plus de 80 espèces infestent des poissons marins et dulçaquicoles et on en rencontre 4 espèces en Europe, dont *S. inermis* Zeder, 1800 chez l'anguille.

***Sterliadochona* Skryabin, 1948 (syn. *Cystidicoloides* Skinker, 1931)**

Ce genre se caractérise par : un stoma allongé, bien sclérifié ; des pseudolèvres larges et plates, 4 paires de papilles pré-cloacales ; œufs dépourvus de filaments. Le genre, holarctique, comporte 4 espèces dont une européenne, *S. ephemeridarum* (Linstow, 1872) Moravec, 1981, parasite le tube digestif des salmonidés, et présente un cycle impliquant des éphéméroptères, hôtes intermédiaires et des poissons, hôtes paraténiques.

Les gnathostomatoïdes, Gnathostomatoidea Railliet, 1895

Les gnathostomatidés, Gnathostomatidae Railliet, 1895

Unique famille du groupe, les gnathostomatidés possèdent des pseudolèvres massives, généralement trilobées ; ouverture orale allongée dorso-ventralement ; extrémité antérieure quelquefois dilatée en bulbe ; stoma peu sclérifié ; ailes caudales généralement courtes et étroites chez le mâle ; œufs non embryonnés dans l'utérus. Quatre genres sont ichthyoparasites intestinaux au stade adulte, dont 2 sont évoqués ci-après.

***Echinocephalus* Molin, 1858**

Le genre présente un bulbe céphalique portant des rangées transversales de crochets et colonise le tube digestif des sélaciens (valvule spirale, le plus souvent) comme, en Europe, *E. uncinatus* Molin, 1858, chez les rajiformes.

Deux autres genres se rencontrent au stade larvaire chez des poissons hôtes paraténiques, *Gnathostoma* Owen, 1836 (voir ci-après) et *Spiroxys* Schneider, 1866.

***Gnathostoma* Owen, 1836**

Les vers de ce genre sont reconnaissables à leur bulbe céphalique équipé de crochets et à leur corps portant, en tout ou partie, des rangées transversales d'épines (figure 181). Essentiellement parasites de mammifères au stade adulte, les *Gnathostoma* ont un cycle passant par des copépodes, puis, en raison du manque de spécificité d'hôte de leurs larves L3, par des poissons ou d'autres vertébrés comme hôtes paraténiques. Deux espèces, *G. hispidum* Fedtschenko, 1872 et *G. spinigerum* Owen, 1836 (figure 181), parasites respectifs de l'estomac des suidés et des carnivores, peuvent être transmises à l'homme par des poissons hôtes paraténiques, induisant chez lui des affections gastriques, hépatiques et oculaires (tableau 16, annexe 1).

Figure 181. *Gnathostoma spinigerum* (Gnathostomatoidea, Gnathostomatidae) : stade larvaire L3.

D'après Moravec, 1994.

Bceph, bulbe céphalique ; Glcp, glandes céphaliques ; I, intestin ; Oem, œsophage musculaire ; Rct, rectum.

Les acanthocéphales, Acanthocephala Kohlreuther, 1771

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Bilateria ; Pseudocoelomata

Les acanthocéphales ichthyoparasites appartiennent au phylum des Acanthocephalaet, comme tels, sont des organismes pseudocœlomates, à symétrie bilatérale, qui se caractérisent par la présence d'un proboscis (ou

rostre) épineux en position antérieure (Taraschewski, 2001). Ce dispositif d'attachement est un organe creux, rétractile, cylindrique ou sphérique, rempli de liquide, et dont les épines scléreuses se recourbent vers l'arrière. La taille de ces vers se situe le plus souvent entre 10 et 20 mm, avec des longueurs comprises entre 2 et 700 mm. Les acanthocéphales sont des parasites cosmopolites du tube digestif de vertébrés.

Caractéristiques communes aux acanthocéphales

L'organisation anatomique des acanthocéphales permet de reconnaître deux régions, le présome et le métasome (figure 182).

Figure 182. Schéma général de l'organisation des acanthocéphales sur le modèle de *Paratenuisentis ambiguus* (Neoechinorhynchida, Tenuisentidae).

D'après Taraschewski, 2001. A. Individu femelle ; B. Extrémité postérieure d'un individu mâle.

Bc, bourse copulatrice ; Cd, canal déférent ; Cr, crochets ; Cs, cellules sélectives ; Clu, cloche utérine ; Gb, ganglion nerveux basal ; Gc, glandes cémentaires (copulatrices) ; Go, gonopore ; L, lemnisques ; M, muscles ; Mr, muscle rétracteur ; Mro, muscle rétracteur du rostre ; N, noyaux du syncytium hypodermique ; Osa, organe sensoriel apical ; OSt, organe de Säfftigen ; Poc, réservoir de la glande copulatrice ; Psc, pseudo-cœlome ; R, rétinacle ; Ro, rostre (proboscis) ; Slg, sac ligamentaire (v, ventral ; d, dorsal) ; Sph, sphincter ; T, testicules ; Tg, tégument ; Ut, utérus ; Vg, vagin ; Vsm, vésicule séminale.

Le présome, antérieur, généralement cylindrique, englobe le proboscis, suivi d'un cou plus ou moins long, du réceptacle du proboscis et des lemnisques. Les lemnisques sont des prolongements vers l'intérieur du corps de la couche radiale du tégument, qui naissent à la jonction du tronc et du rostre, et flottent librement dans la cavité corporelle. Ils ont la structure histologique de la couche radiale tégumentaire et forment une paire de sacs hydrauliques facilitant les mouvements du rostre. La paroi du réceptacle héberge le ganglion cérébral. Intérieurement, des muscles relient le fond du réceptacle au sommet du proboscis d'une part, à sa face interne de l'autre. Le jeu de ces muscles fait varier les longueurs du proboscis et du cou.

Le tronc ou métasome, cylindroïde ou plus ou moins aplati, renferme essentiellement l'appareil reproducteur et des structures particulières aux

acanthocéphales, les sacs ligamentaires (un dorsal et un ventral), qui naissent à la partie postérieure du réceptacle du rostre. L'appareil excréteur (protonéphridies se déversant dans les conduits génitaux) n'existe que chez certaines espèces de la classe des **Archiacanthocephala**. Le tube digestif est absent et l'alimentation s'effectue par diffusion (osmotrophie). Les sexes sont séparés. L'appareil reproducteur mâle comporte : le sac ligamentaire dorsal, généralement réduit à une lanière qui maintient en position les gonades et les annexes ; 2 testicules ; 2 canaux déférents, souvent pourvus d'une ampoule dénommée organe de Säfftigen ; 1 vésicule séminale ; 1 bourse copulatrice dans laquelle débouche le pénis qui s'extériorise vers l'arrière au travers du pore génital ; 1 à 8 glandes cémentaires (figure 182 B) selon les genres, formations propres aux acanthocéphales dont le produit, le cément, déposé par la bourse copulatrice sur l'extrêmité postérieure de la femelle inséminée, ferme l'orifice vulvaire jusqu'à la ponte des œufs. L'appareil femelle comprend : 1 ou 2 sacs ligamentaires contenant les ébauches ovariennes ; 2 ovaires ; 1 utérus en tube débutant par un entonnoir, la cloche utérine, ouverte vers l'avant, centrée par un ligament antéro-postérieur et suivie d'un groupe de grosses cellules, dites sélectives ; 1 vagin formé d'un entonnoir doublant le tube utérin ; 1 ou 2 sphincters ; 1 vulve termino-ventrale (figure 182 A). La fécondation s'opère dans les sacs ligamentaires ou, dans certains groupes de vers chez lesquels les sacs se rompent à la maturité sexuelle, dans la cavité pseudo-cœlomique. Les ovules fécondés forment des œufs développant chacun un embryon armé ou acanthor, l'œuf devenant « embryophore ». Les embryophores mûrs rejoignent l'utérus par l'intermédiaire de la cloche utérine, où leur passage est régulé par les cellules sélectives. Le tronc est recouvert d'un tégument syncytial complexe constitué de deux zones, externe et interne. La zone externe comporte une épicuticule (glycocalyx) reposant sur une membrane plasmique dont de nombreux replis délimitent des microcanaux. La zone profonde, la plus épaisse, souvent appelée hypoderme, est formée de trois couches : une couche vésiculaire résultant de replis en profondeur de la membrane plasmique ; une couche feutrée renfermant glycogène, lipides, lysosomes et mitochondries ; une couche fibreuse radiale interne (4/5 de l'épaisseur de l'hypoderme), renfermant les noyaux et nucléoles et un réseau de canaux dépourvus de paroi formant un système lacunaire longitudinal qui parcourt la longueur du corps. À la face interne du tégument, s'accolent deux couches de fibres musculaires,

circulaires, puis longitudinales, finalement séparées de la cavité intérieure par une membrane basale.

Les acanthocéphales en général évoluent selon un cycle di-hétéroxène impliquant un arthropode terrestre ou aquatique et, chez certaines espèces, des hôtes paraténiques (figure 183). Dans le cas des cycles aquatiques, les embryophores, émis avec les fèces, sont ingérés par des crustacés. Dans le tube digestif du crustacé, l'acanthor est libéré, puis il rejoint la cavité générale où il se transforme en acanthella, puis en juvénile. Ingéré par l'hôte définitif, le crustacé est digéré et libère le juvénile dans le tube digestif où il se transforme en adulte, bouclant ainsi le cycle ; ingéré par un hôte d'attente (paraténique), le juvénile s'enkyste dans la cavité générale. Plusieurs hôtes d'attente successifs sont possibles avant la fin du cycle (figure 183).

Figure 183. Cycle biologique général des acanthocéphales.

Parmi les caractères d'intérêt taxonomique et diagnostique figurent : la forme et la taille du proboscis et du cou ; l'agencement et la forme des crochets ; la paroi du réceptacle proboscidien et la position du ganglion cérébroïde qu'elle abrite ; la forme générale du tronc et la présence d'un revêtement cuticulaire épineux (tronc armé ou inerme) ; le nombre des glandes cémentaires ; la forme et la structure des embryophores ; la position des canaux du système lacunaire principal (Golvan, 1969 ; Amin, 1987).

Le phylum, dont le tableau 17 donne une vue d'ensemble, englobe plus de 800 espèces réparties en 9 ordres et 4 classes (Amin, 1985). Deux de ces classes concernent les poissons, les **Palaeacanthocephala** et les **Eoacanthocephala**. Les helminthes des deux autres classes (**Archiacanthocephala**Meyer, 1931 et **Polyacanthocephala**Amin, 1987) parasitent les crocodiles, les oiseaux ou les mammifères, ainsi que des hôtes paraténiques, amphibiens ou reptiles. Les acanthocéphales ichthyoparasites sont largement répandus dans le monde, infectant principalement les téléostéens salmoniformes, cypriniformes, perciformes, et sont plus rares chez les élasmobranches et les agnathes (Golvan et de Buron, 1988). Dans le texte de présentation des groupes de vers, les caractères distinctifs de ces derniers sont issus des travaux de Golvan (1959 et 1969), Amin (1987) et Monks (2001).

Tableau 17. Panorama des acanthocéphales ichthyoparasites, de leurs biotope, aire géographique, stades parasitaires, hôtes et microhabitat. D'après Golvan et de Buron, 1988 ; Pichelin et Cribb 2001.

Classe	**Ordre**	**Famille**	**Sous-famille**
Palaeacanthocephala	Echinorhynchida	Polyacanthorhynchidae	
		Diplosentidae	Allorhadinorhynchinae
			Diplosentinae
			Aspersentinae
			Heteracanthocephalinae

		Illiosentidae	

* développé dans le texte ; (1) nombre de genres et d’espèces ichthyoparasites ; (2) les acanthocéphales adultes sont localisés dans la lumière ou la paroi intestinale ; les cystacanthes (chez les hôtes paraténiques) se rencontrent enkystés dans la cavité abdominale et sur les viscères ; Marin+ aire marine dominante.

Les acanthocéphales ichthyoparasites

Les paléacanthocéphales, Palaeacanthocephala van Cleave, 1936

Les paléacanthocéphales ichthyoparasites ont les caractéristiques de leur classe : canaux lacunaires principaux en position latérale ; syncytium hypodermique à noyaux nombreux (également présents dans les lemnisques, les glandes cémentaires et les sacs ligamentaires), fragmentés ou parfois réunis dans la première moitié du tronc ; 2 à 8 glandes cémentaires ; réceptacle du proboscis à deux couches musculaires ; sac ligamentaire unique et caduque chez la femelle. La classe a deux ordres, les **Echinorhynchida** Southwell et Macfie, 1925 (12 familles) et les **Polymorphida** Petrochenko, 1956 (3 familles, 11 genres, 35 espèces). Seuls les échinorhynchides parasitent le tube digestif des poissons et décrivent leur cycle biologique en passant par des crustacés amphipodes ou ostracodes. Les polymorphides ne comprennent que quelques espèces dont les stades larvaires (cystacanthes) infestent parfois les poissons qui jouent alors le rôle d’hôtes intermédiaires ou d’hôtes paraténiques. Notre présentation se limite donc aux échinorhynchides ichthyoparasites.

Les échinorhynchides parasitent les poissons et les amphibiens et représentent 12 familles et plus de 350 espèces dont au moins 85 % infestent des poissons (tableau 17). Trois familles regroupent les 2/3 des espèces de l’ordre, les **Rhadinorhynchidae**, les **Pomphorhynchidae** et les **Echinorhynchidae**. Il est rare d’examiner l’intestin de poissons originaires d’écosystèmes sauvages, sans y rencontrer des représentants de l’une ou

l'autre de ces familles. Pour cette raison, leurs caractères d'identification sont donnés ici.

Les rhadinorhynchidés, Rhadinorhynchidae Travassos, 1923

Les caractères en sont les suivants : vers de taille moyenne à grande ; tronc généralement armé ; proboscis long et cylindrique, ou court et claviforme, garni de longues files de nombreux crochets disposés en quinconce en considérant les files adjacentes avec, parfois, une couronne basale de longs crochets ; réceptacle du rostre long avec ganglion cérébroïde en position variable ; 4 à 6 glandes cémentaires tubulaires et allongées ou courtes et piriformes, mais 6 à 8 chez quelques espèces inermes ; disposition des épines en peignes ou en champs. Le genre *Rhadinorhynchus* Luhe, 1911, fréquemment rencontré, possède un corps élancé et un rostre long, porteur d'une quinzaine de files de plus de 25 crochets chacune, un tronc garni d'épines, réparties en 1 ou 2 champs antérieurs, et 4 glandes cémentaires (figure 184).

Figure 184. *Rhadinorhynchus lintoni* (Palaeacanthocephala, Rhadinorhynchidae).

Noter : le corps élancé, le tronc armé, le long proboscis pourvu de longues rangées de crochets. A. Individu mâle ; B. Détails du tronc ; C. Vue grossie de l'extrémité du proboscis ; D. Appareil génital femelle ; E. Embryophores. D'après Golvan, 1969.

Bc, bourse copulatrice ; Clu, cloche utérine ; Cr, crochets ; Gb, ganglion nerveux basal ; Gc, glandes cémentaires (copulatrices) ; Go, gonopore ; L, lemnisques ; Ps, pénis ; R, rétinacle ; Ro, rostre (proboscis) ; Slg, sac ligamentaire ; T, testicules ; Ut, utérus ; Vg, vagin.

Les pomphorhynchidés, Pomphorhynchidae Yamaguti, 1939

Les caractères familiaux des pomphorhynchidés sont : taille moyenne ; tronc inerme à tégument épais ; cou long et cylindrique, ou spiralé présentant un renflement bulbeux ou fusiforme ; canaux principaux du système lacunaire anastomosés en un réseau à mailles sensiblement polyédriques ; réceptacle du proboscis long, s'insérant à la base de ce dernier ; ganglion cérébroïde dans la partie médiane ou antérieure du réceptacle du rostre ; proboscis cylindrique ou en massue, garni de files de crochets disposés en quinconce et de taille décroissante de l'apex vers la

base ; 6 glandes cémentaires cylindroïdes allongées. Le genre *Pomphorhynchus*Monticelli, 1905, qui comprend plus de la moitié de la cinquantaine d'espèces de la famille, est fréquemment rencontré en milieu marin et dulçaquicole (figure 185).

Figure 185. *Pomphorhynchus laevis*(Palaeacanthocephala, Pomphorhynchidae).

D'après Golvan, 1969. A. Individu mâle ; B. Vue grossie du proboscis ; C. Embryophore.

Bc, bourse copulatrice ; Gc, glandes cémentaires (copulatrices) ; L, lemnisques ; Mr, muscle rétracteur ; Ps, pénis ; R, rétinacle ; Ro, rostre (proboscis) ; T, testicules.

Les échinorhynchidés, Echinorhynchidae Cobbold, 1876

Les échinorhynchidés ont les caractères suivants : vers de taille petite à moyenne ; tronc généralement inerme, les individus armés n'ayant que de minuscules épines cuticulaires ; proboscis cylindrique, plutôt court, avec de nombreux crochets en files, ou sphéroïde avec peu de crochets ; crochets disposés en quinconce, en considérant les files adjacentes, et de taille décroissante de l'apex vers la base ; ganglion cérébroïde au fond du réceptacle du rostre ; 6 à 8 glandes cémentaires compactes, piriformes ou cylindroïdes. Ces organismes sont fréquents chez les poissons et beaucoup moins chez les amphibiens : 7 des 8 genres d'échinorhynchidés comportent des ichthyoparasites et 2 d'entre eux, *Echinorhynchus* Zoega in Mueller, 1776 (figure 186) et *Acanthocephalus* Koelreuter, 1771 (figure 187) (sous-famille des **Echinorhynchinae** Cobbold, 1876), dominent l'ensemble, par leurs effectifs et leur répartition géographique mondiale (voir Les affections du système digestif).

Figure 186. *Echinorhynchus gadi* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchidae).

D'après les originaux de la collection Dollfus par Golvan, 1969. Autre exemple d'échinorhynchidé très répandu. A. Individu mâle. B. Vue grossie du proboscis. C. Appareil génital femelle. D. Embryophore.

Clu, cloche utérine ; Gb, ganglion nerveux basal ; Gc, glandes cémentaires (copulatrices) ; Go, gonopore ; L, lemnisques ; P, pénis ; R, rétinacle ; Ro, rostre (proboscis) ; Slg, sac ligamentaire (v, ventral ; d, dorsal) ; T, testicules ; Ut, utérus ; Vg, vagin.

Figure 187. *Acanthocephalus lucii* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchidae).

D'après Golvan, 1969. A. Individu mâle. B. Appareil génital femelle. C. Vue grossie du proboscis. D. Embryophore.

Bc, bourse copulatrice ; Cs, cellules sélectives ; Clu, cloche utérine ; Gc, glandes cémentaires (copulatrices) ; L, lemnisques ; Ps, pénis ; R, rétinacle ; Ro, rostre (proboscis) ; Slg, sac ligamentaire ; T, testicules ; Ut, utérus ; Vg, vagin.

Les éoacanthocéphales, Eoacanthocephala Meyer, 1931

Les éoacanthocéphales ont les caractères suivants : principalement parasites de poissons et à un moindre degré d'amphibiens ou de reptiles ; canaux lacunaires principaux en position dorsale ou ventrale ; noyaux hypodermiques géants et peu nombreux ; réceptacle du proboscis à une seule couche musculaire ; proboscis généralement de petite taille et porteur de crochets peu nombreux ; tronc pouvant être épineux ; glande cémentaire unique, syncytiale et de grande taille ; œufs de forme variable. Le premier hôte du cycle est généralement un crustacé ostracode et l'hôte définitif, toujours un poisson. Deux ordres forment ce groupe, les **Gyracanthocephala** (1 famille) et les **Neoechinorhynchida** (3 familles).

Les gyracanthocéphales, Gyracanthocephala Van Cleave, 1936

Les vers de l'ordre des gyracanthocéphales ont le tronc armé, soit en totalité, soit en partie antérieure seulement. Ils parasitent des téléostéens en milieux marin et dulçaquicole. La seule famille, celle des **Quadrigyridae** Van Cleave, 1920, comporte 2 sous-familles, 9 genres et près d'une centaine d'espèces (tableau 17). Le genre le plus important est *Acanthogyrus* Thapar, 1927 (une quarantaine d'espèces).

Les néoéchinorhynchides, Neoechinorhynchida Southwell et Macfie, 1925 (syn. Neoacanthocephala van Cleave, 1936)

Les néoéchinorhynchides sont des éoacanthocéphales à tronc lisse, parasites de poissons, d'amphibiens et de reptiles. Dans ce groupe comprenant plus de 145 espèces réparties en une vingtaine de genres, 4 sous-familles et 3 familles, celle des **Neoechinorhynchidae** Ward, 1917, a une répartition géographique mondiale avec plus d'une centaine d'espèces et 16 genres.

Les néoéchinorhynchidés sont des éoacanthocéphales au tronc glabre dont les noyaux géants, dendritiques, ne sont pas anastomosés. Les *Neoechinorhynchus* Hamann, 1892 (sous-famille **Neoechinorhynchinae** Travassos, 1926) sont les plus répandus des vers du groupe. Leurs caractéristiques sont les suivantes : proboscis généralement globuleux, porteur de 3 cercles de 6 crochets dont le 1er rang est massif et les autres plus fins ; tronc assez long, cylindrique, présentant une bosse chez les adultes matures, inclinant ainsi les proboscis vers le ventre ; canaux lacunaires dorsaux et ventraux reliés par des anastomoses en position médiane ; noyaux géants peu nombreux (4-5 dorsaux, 1-2 ventraux, 1-3 par lemnisque). *Neoechinorhynchus idahoensis* Amin et Heckmann, 1992 (figure 188) illustre cette famille.

Figure 188. *Neoechinorhynchus idahoensis* (Eoacanthocephala, Neoechinorhynchidae).

D'après Amin et Heckmann, 1992. A. Individu mâle. B. Vue grossie du proboscis. C. Extrémité postérieure femelle. D. Embryophore.

Bc, bourse copulatrice ; Cs, cellules sélectives ; Clu, cloche utérine ; Cr, crochets ; Gc, glandes cémentaires (copulatrices) ; Go, gonopore ; L, lemnisques ; Mro, muscle rétracteur du rostre ; R, rétinacle ; Ro, rostre (proboscis) ; T, testicules ; Ut, utérus ; Vg, vagin.

Les sangsues, phylum Annelida Lamarck, 1809

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Bilateria ; Coelomata ; Protostomia ; Annelida/ Echiura/Pogonophora group ; Annelida

Caractéristiques communes aux annélides

Les sangsues appartiennent au phylum des annélides, c'est-à-dire des vers cylindriques de taille variable, cœlomates à symétrie bilatérale (le cœlome étant plus ou moins oblitéré par du tissu conjonctif), segmentés, recouverts d'une cuticule et portant généralement au moins une ventouse (figure 189). Ils sont pourvus d'un système nerveux bien développé, d'un tube digestif complet, d'un appareil circulatoire comprenant vaisseaux et sinus. Ils ont une respiration transtégumentaire et une excrétion néphridienne. L'appareil génital est hermaphrodite et le cycle biologique, direct.

Figure 189. Représentation schématique des sangsues Hirudinea ichthyoparasites sur le modèle corporel de *Piscicola geometra*.

A, anus dorsal ; Gtr, gaine du proboscis ; Gsal, glandes salivaires ; I, intestin ; Npo, néphridiopores ; O, orifice buccal ; Ogf, orifice génital femelle ; Ogm, orifice génital mâle ; Ov, ovaire ; Ph, pharynx ; Pr, prostate ; Rct, rectum ; T, testicules ; Vb, ventouse buccale ; Vpul, vésicule pulsatile. La numérotation porte sur les segments à gauche (chiffres romains), les anneaux à droite (chiffres arabes).

Le phylum comprend deux super-classes, les **Polychaeta** Grube, 1850 et les **Clitellata** Michaelsen, 1919 *sensu lato ;* cette dernière est subdivisée en deux classes, les oligochètes, **Oligochaeta** Lamarck, 1818 et les hirudines, **Hirudinea** Lamarck, 1818. C'est dans cette classe des hirudines (plus de 650 espèces) que se trouvent les sangsues ichthyoparasites ; environ 15 % des hirudines vivent en milieu marin, les autres étant dulçaquicoles.

Les sangsues ichthyoparasites

La taxonomie des **Hirudinea** résulte, entre autres, des travaux d'Apakupakul *et al.* (1999), qui distinguent trois sous-classes, les branchiobdellides, **Branchiobdellidea**Holt, 1965 (groupe dans lequel se rencontrent les sangsues parasites des écrevisses), les euhirudines, **Euhirudinea** Lukin, 1956 ou sangsues vraies, de loin les plus nombreuses et les acanthobdellides, **Acanthobdellidea** Livanow, 1905.

Les hirudines, dépourvues de soies, possèdent : 2 ventouses et, plus rarement, 1 (chez les acanthobdellides, **Acanthobdellida**), placées respectivement aux extrémités buccale et anale, et utilisées pour les déplacements (arpentage) et la prédation ; une segmentation interne allant jusqu'à 34 segments, doublée d'une annelure externe beaucoup plus abondante ; des taches oculaires ; un appareil reproducteur hermaphrodite. Certaines sangsues sont des prédateurs d'invertébrés, d'autres des parasites hématophages ubiquistes intermittents de vertébrés. Les sangsues parasites quittent, en effet, leur hôte, une fois gorgées de sang, et pondent dans le milieu aquatique des œufs entourés d'un cocon synthétisé par le clitellum. Les sangsues ichthyoparasites se trouvent dans la sous-classe des acanthobdellides et surtout dans celle des euhirudines et plus précisément dans l'ordre des rhynchobdellides, **Rhynchobdellida** Blanchard, 1894, ou sangsues à trompe. L'autre ordre de cette sous-classe, les

arhynchobdellides, **Arhynchobdellida** Blanchard, 1894, ou sangsues à mâchoires, dans lequel se trouve la sangsue médicinale *Hirudo medicinalis*Linnaeus, 1758, ne concerne pas les poissons.

À noter que des études phylogénétiques récentes proposent l'intégration des trois sous-classes en tant qu'ordres au sein des oligochètes, suggérant même que **Clitellata** soit synonyme de **Oligochaeta** (Erséus *et al.*, 2008).

Les euhirudines, Euhirudinea Lukin, 1956

Les rhynchobdellides, Rhynchobdellida Blanchard, 1894

Les rhynchobdellides, agnathes et édentés, ont une trompe protractile et une bouche réduite à un pore débouchant dans la ventouse antérieure (figure 189) ; leur hémolymphe est incolore. L'ordre des rhynchobdellides est polyphylétique et compte trois familles dont deux, monophylétiques, regroupent des parasites des poissons, celles des **Glossiphoniidae** et des **Piscicolidae** (Borda et Siddal, 2003).

Les glossiphoniidés, Glossiphoniidae Vaillant, 1890

Dulçaquicoles (au moins 17 genres, plus de 65 espèces), les glossiphoniidés ou glossiphonidés ont : un corps aplati au repos beaucoup plus large que la tête, sans division nette entre les régions antérieure et postérieure ; une ventouse antérieure peu développée ; 3 anneaux par segment en partie moyenne du corps et des yeux seulement sur la tête (figure 190). *Hemiclepsis marginata* Müller, 1774, exemple de glossiphonidés, est un parasite dulçaquicole ubiquiste des eaux lentes des régions holarctique et indienne, et vecteur de divers trypanosomes et de *Cryptobia* (Siddall *et al.*, 2005).

Figure 190. ***Hemiclepsis marginata*** **(Rhynchobdellida, Glossiphonidae).**

Diamètre de la tête supérieur à celui des segments suivants ; couleur vert à jaune pâle avec 7 rangées longitudinales de points jaunes ; 2 paires d'yeux sur ventouse orale, l'une des 2 paires pouvant être soudée.

Vb, ventouse buccale ; Vc, ventouse caudale ; Y, yeux.

Les piscicolidés, Piscicolidae Johnston, 1865

Marins ou dulçaquicoles, les piscicolidés (au moins 24 genres et plus de 70 espèces) ont : un corps cylindrique présentant une division antéro-postérieure distincte, bien que plus ou moins accentuée ; une ventouse antérieure conséquente ; 34 segments et plus de 3 anneaux par segment ; des taches oculaires possibles sur la tête, le cou et la ventouse postérieure.

Quelques piscicolidés sont présentés à titre d'exemples : *Piscicola geometra* Linnaeus, 1761 (figures 191 et voir Les affections des téguments), parasite dulçaquicole, ubiquiste en région paléarctique, vecteur d'hémoflagellés (*Cryptobia borreli* et *Trypanosoma danilewskyi*) ; *P. salmositica* Meyer, 1946 (figure 192), parasite dulçaquicole des salmonidés en région néarctique ouest, vecteur de l'hémoflagellé *Cryptobia salmositica ; Calliobdella vivida* Verril, 1872 (figure 193), sangsue marine ubiquiste en zone côtière ouest de la région néarctique, vectrice de *Cryptobia bullocki ; Johansonnia arctica* Johansson, 1899 (figure 194), espèce marine des mers arctiques, de l'Atlantique nord et du Pacifique nord-est, vectrice de *Trypanosoma murmanensis* ; *Pontobdella muricata* Linnaeus, 1758 (figure 195), parasite des raies en Atlantique nord et Méditerranée, vecteur de *Trypanosoma rajae* ; *Malmiana scorpii* Malm, 1863 en Atlantique nord et *Haementeria lutzi* Pinto, 1920 en région néotropicale, respectivement vecteurs de *Desseria myoxocephali* et *Cyrilia lignieresi.*

Figure 191. *Piscicola geometra* (Rhynchobdellida, Piscicolidae).

Corps cylindrique élancé ; urosome portant 11 paires de vésicules pulsatiles ; couleur brun vert, verdâtre ou gris avec bandes transversales et une bande longitudinale non pigmentées ; ventouse postérieure d'un diamètre 1,5 à 2 fois supérieur à celui de l'urosome et portant 14 stries radiales pigmentées ; 2 paires d'yeux sur la ventouse orale et 6 à 7 sur la ventouse postérieure en alternance avec les stries radiales.

Y, yeux.

Figure 192. *Piscicola salmositica* (Rhynchobdellida, Piscicolidae).

Urosome massif portant 11 paires de vésicules pulsatiles ; couleur gris foncé ; 2 paires d'yeux, une en croissant et l'autre ponctiforme sur la ventouse orale ; 4 à 5 paires d'yeux sur la ventouse postérieure.

Y, yeux.

Figure 193. ***Calliobdella vivida*** **(Rhynchobdellida, Piscicolidae).**

Corps subcylindrique sans transition trachélosome - urosome marquée et portant 11 paires de vésicules pulsatiles ; pigmentation généralement faible, mais présence de bandes transversales brun rouge, marquant les segments du trachélosome ; 2 paires d'yeux concentriques sur la ventouse orale ; ventouse postérieure sans yeux, d'un diamètre supérieur à celui des segments précédents ; paires d'ocelles punctiformes en région dorso-latérale ou ventro-latérale.

Y, yeux.

Figure 194. ***Johanssonia arctica*** **(Rhynchobdellida, Piscicolidae).**

Corps subcylindrique prolongé d'un cou étroit, portant une ventouse orale excentrée de diamètre sensiblement égal à celui du corps de l'individu à jeun ; corps non pigmenté dépourvu d'yeux et d'ocelles, recouvert d'un fin tégument transparent et portant 12 rangs longitudinaux de petites papilles.

Figure 195. ***Pontobdella muricata*** **(Rhynchobdellida, Piscicolidae).**

Noter le corps massif de couleur vert foncé, renflé en partie postérieure et constitué de segments noduleux.

Vb, ventouse buccale.

Les acanthobdellides, Acanthobdellidea Livanow, 1905

Les acanthobdellides ne comportent qu'un ordre, les **Acanthobdellida** Grube, 1851 (également appelés acanthobdellides en Français). Seule la famille des acanthobdellidés, **Acanthobdellidae**Grube, 1851, héberge deux espèces ichthyoparasites de même genre. La deuxième famille, celle des **Paracanthobdellidae** Epsthein, 1987, érigée par Bielecki *et al*. (2014) pour accueillir l'ancienne *Acanthobdella livanowi* Epsthein, 1956, redécrite comme *Paracanthobdella livanowi* Epsthein, 1987, n'est pas réputée parasite.

Les *Acanthobdella* se différencient de *P. livanowi* par : l'absence de ventouse antérieure, remplacée par une série de 40 crochets qui sont, en fait, des soies rigides réparties en 5 rangées de 4 paires, situées sur les 5 somites antérieurs (figure 196) ; une division interne en 29 segments ; une chaîne nerveuse de 31 paires de ganglions ; une taille pouvant atteindre 13 cm (contre moins de 3,7 pour *P. livanowi*). L'espèce la plus fréquemment citée est *Acanthobdella peledina* Grube, 1851, parasite dulçaquicole semi-

permanent, principalement rencontré sur des salmonidés dans la région holarctique. Les acanthobdellides représentent une sorte d'organisation mosaïque d'oligochète et d'hirudiné, comme l'avait indiqué Livanow, 1906 (cité par Kutschera et Epshtein, 2006), ce qui conduit certains auteurs à placer cette sous-classe parmi les oligochètes.

Figure 196. *Acanthobdella peledina* (Acanthobdellida, Acanthobdellidae).

A. Forme générale d'un individu en posture d'alerte. D'après Dahm, 1962, cité par Kutschera et Epshtein, 2006. B et C. Détails anatomiques de la face dorsale (B) et de la région antérieure (C). D'après Epshtein, 1987, cité par Kutschera et Epshtein, 2006.

Cr, crochets (soies) ; O, orifice buccal ; Vc, ventouse caudale.

L'infestation par les sangsues est généralement du domaine du simple parasitisme, mais des troubles peuvent s'exprimer en cas d'atteinte massive. De plus, la compétence vectorielle des sangsues facilite la transmission d'hémoparasites (*Cryptobia*, *Trypanosoma*, *Haemogregarina*, etc.).

Les bivalves, classe Bivalvia Linnaeus, 1758

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Bilateria ; Coelomata ; Protostomia ; Mollusca

La plupart des mollusques bivalves, **Bivalvia** Linnaeus, 1758, des genres dulçaquicoles *Unio* Philipsson in Retzius, 1788 et *Margaritifera* Schumacher, 1816 ont un cycle de développement comportant une trochophore qui évolue en une larve véligère, cette dernière se transformant en glochidie ; dans certaines espèces, les glochidies sont engluées dans une capsule membraneuse qui éclate lorsqu'elle est avalée par un poisson, assurant ainsi une infestation plus intense. La glochidie se fixe sur les lamelles branchiales ou les nageoires du poisson et s'enkyste dans un cocon où va s'effectuer sa métamorphose, la durée de l'infestation variant de 10 à 190 j. selon les espèces et la température. Une glochidie se présente sous la forme d'un petit bivalve à coquille fine, mesurant 3-5 mm, et comportant, chez certaines espèces, de fins crochets sur leur bord interne (figures 197 et voir Les affections de la sphère branchiale). Les troubles cliniques respiratoires engendrés par l'infestation glochidienne sont rares, car ils nécessitent une intensité parasitaire élevée, mais se rencontrent parfois dans

un écosystème naturel ou un aquarium hébergeant de fortes densités de mollusques des espèces concernées. D'assez nombreuses espèces de mollusques bivalves produisent des glochidies et Hoffman (1999) en cite 55 en Amérique du Nord.

Figure 197. Schéma de glochidie (Bivalvia, Unionidae).

Cr, crochet ; Fa, filament adhésif ; Mad, muscle adducteur ; Os, organes sensoriels ; Vcoq, valve de la coquille.

Les arthropodes, phylum Arthropoda Latreille, 1829

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Bilateria ; Coelomata ; Protostomia ; Ecdysozoa ; Panarthropoda

Les arthropodes (cf. Brusca et Brusca, 2002) sont des animaux cœlomates à symétrie bilatérale, dont le corps s'organise, sur le plan interne, en segments ou métamères (métamérisation), et, au plan externe en régions anatomiques ou tagmes, résultant de la fusion d'un certain nombre de métamères (tagmatisation) formant la tête, le thorax et l'abdomen. Dans l'archétype de l'arthropode (figure 198), chacun des segments porte une paire d'appendices articulés dont la présence, le nombre et les formes sont extrêmement variables selon les groupes systématiques. Le tégument, riche en chitine parfois calcifiée, forme un exosquelette, ce qui nécessite l'articulation des tagmes et appendices, ainsi qu'une croissance discontinue s'effectuant par mues. Le phylum compte plus de 900 000 espèces réparties en trois sous-embranchements : les chélicérates, **Chelicerata** Heymons, 1901, les crustacés, **Crustacea** Brünnick, 1772, les uniramés**, Uniramia** Snodgrass, 1935 (insectes). Seuls les crustacés, comprenant des espèces en grande majorité aquatiques, ont pu, à l'évidence, développer des relations de type parasitaire avec des hôtes poissons.

Figure 198. Schémas organisationnels externes des crustacés copépodes et isopodes et nomenclature des appendices.

A1, antennule ; A2, antenne ; Fur, furca ; Md, mandibule ; Mx1, Mx2, maxilles 1 et 2 ; Mxp, maxillipèdes ; P1 à Px, peréiopodes 1 à x ; Pl1 à Plx, pléopodes l à x ; Sgma, segment anal ; Sgmg, segment génital ; Th1 à Thx, segments thoraciques : Ur, uropode ; Yd, Yv, œil dorsal et œil ventral.

Les crustacés, *Crustacea* Brünnick, 1772

Les crustacés forment un groupe d'arthropodes antennifères, à respiration branchiale ou tégumentaire, dont la chitine est calcifiée dans les formes supérieures. Leur cycle passe, fondamentalement, par une larve caractéristique, le nauplius ou nauplie, et implique des mues. Les crustacés comptent environ 30 000 espèces, surtout aquatiques, et plusieurs centaines, appartenant à deux de leur cinq classes, les **Maxillopoda** et les **Malacostraca,** sont des ichthyoparasites permanents ou temporaires dont la spécificité parasitaire est variable et qui peuvent, dans certaines conditions, être très dangereux pour leurs hôtes. Ces organismes sont presque tous homoxènes à l'exception notable de quelques espèces dixènes appartenant toutes aux copépodes pennellidés. Leur cycle biologique (figure 199) se déroule en alternance entre l'hôte-poisson et l'écosystème.

Figure 199. Cycle biologique des crustacés ichthyoparasites.

Les maxillopodes, Maxillopoda Dahl, 1956

Les maxillopodes sont des crustacés dont le corps est formé de deux parties inégales : le prosome avec 5 segments céphaliques, 6 segments thoraciques et leurs appendices respectifs, généralement biramés, et l'urosome composé des segments abdominaux dépourvus d'appendice et comportant un segment génital (dans certains cas, le segment génital est incorporé au dernier segment thoracique) et le telson (figure 198). Ces 2 parties sont séparées par une importante articulation. Le développement comprend, à partir de l'œuf, les stades nauplies au nombre de 3 à 6, puis les 5 ou 6 stades copépodites au cours desquels apparaît l'urosome ; les copépodites 4 ou 5 peuvent ressembler aux adultes. La classe comporte plus de 9 000 espèces réparties en 2 sous-classes d'effectifs inégaux, d'après la présence ou l'absence d'un point de flexion sur le corps : les branchioures, **Branchiura** et les copépodes, **Copepoda** (tableau 18**)**.

Tableau 18. Panorama des maxillopodes ichthyoparasites, de leurs biotope, aire géographique, stades parasitaires, hôtes et microhabitat. Établi avec la collaboration de A. Raibaut.

Sous-	Ordre	Famille	(1)	Milieu et aire	Stade

classes				géographique	parasitaire (A : adulte ; L : larve)
Branchiura	Arguloida	Argulidae*	12/198	Dulçaquicole : mondiale	A + L
Copepoda	Cyclopoida	Lernaeidae*	23/193	Dulçaquicole : Ethiopienne, Holarctique, sous région indo-indochinoise, Néotropicale	A + L
	Poecilostomatoida	Bomolochidae	27/273	Marin : mondiale	A + L
		Chondracanthidae*	62/313	Marin : mondiale	A + L
		Ergasilidae*	39/281	Dulçaquicole et marin : Ethiopienne, Néarctique, Néotropicale, Paléarctique (Europe),	A + L
		Pharodidae*	1/6	Marin : sous-région antillaise, Méditerranée	A + L
		Philichthyidae*	12/110	Marin : mondiale	A
		Shiinoidae	2/7	Marin : océans Atlantique, Indien occidental, Pacifique occidental	A

* développé dans le texte ; (1) nombre de genres/espèces ichthyoparasites.

Les branchioures, Branchiura Thorell, 1819

Les branchioures sont des organismes au corps ovale et aplati, recouvert par une vaste carapace. Ils portent des yeux composés. La région buccale s'allonge en un cône buccal à l'intérieur duquel se trouvent les mandibules. C'est la trompe ou proboscis entourée par le labium (lèvre inférieure) qui constitue une adaptation à l'hématophagie. L'attachement sur l'hôte est assuré par la forme concave du bouclier céphalothoracique, ainsi que par certains appendices céphaliques comme les antennules et surtout les maxillules conformées chacune en une puissante ventouse. Leur respiration est trans-tégumentaire. Tous parasites intermittents, principalement dulçaquicoles, ces organismes sont regroupés au sein d'une famille (voire de 2 selon les systèmes de classification), celle des **Argulidae**.

Les argulidés, Argulidae Leach, 1819

Les argulidés représentent environ 200 espèces, peu spécifiques d'hôte, et réparties en 4 genres (Poly, 2008). Le genre *Argulus* Muller, 1785 (figure 200) comprend, à lui seul, plus de 130 espèces cosmopolites dont 85 sont dulçaquicoles et 44 marines. Ces espèces sont potentiellement dangereuses par les affections tégumentaires qu'elles engendrent (voir Les affections des téguments : dermatoses parasitaires). Viennent ensuite les genres *Chonopeltis* Thule, 1900 avec 14 espèces dulçaquicoles (en zone éthiopienne), *Dipteropeltis* Calman, 1912 et *Dolops* Audouin, 1837 avec respectivement 1 et 13 espèces néotropicales dulçaquicoles, sauf 2 dolops qui sont marines.

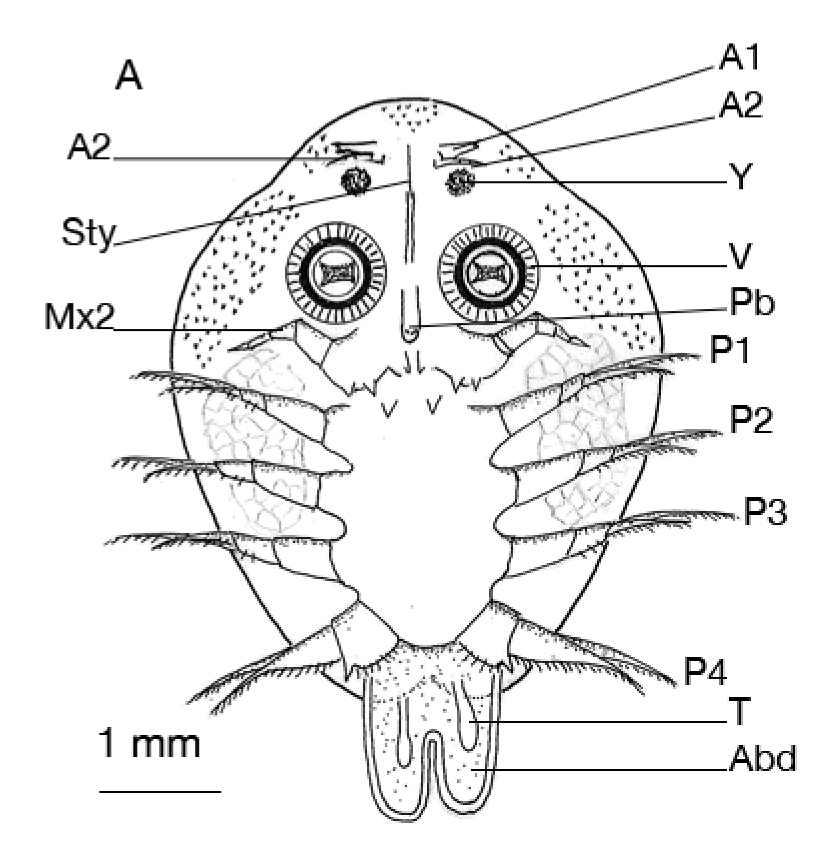


Figure 200. ***Argulus*** **sp. (Branchioura, Argulidae).**

A. Dessin de la face ventrale : noter que Mx1 se présente comme une ventouse (V) et que la carapace déborde largement le corps du crustacé. B. Photomacrographie des faces dorsale et ventrale. Clichés M. Dorson.

A1, antennule ; A2, antenne ; Abd, abdomen ; P1 à Px, peréiopodes 1 à x ; Pb, proboscis ; Sty, stylet pré-oral ; T, testicule ; V, ventouse ; Y, yeux composés.

Les copépodes, Copepoda Milne-Edwards, 1840

Les copépodes (du grec kôpê, rame) sont des crustacés en général de petite taille (inférieure à 15 mm), portant 4 à 5 paires d'appendices thoraciques biramés (figure 198). Ils forment le plus vaste groupe des crustacés, qui compte au moins 9 000 espèces, vivant pour la plupart à l'état libre en tant que constituants majeurs du zooplancton mais dont plus de 500 sont parasites permanents, et surtout intermittents, des poissons. Chez ces parasites, dont certains atteignent la taille de 200 mm, seules les femelles sont fixées au poisson. À partir d'un même schéma organisationnel

(figure 198), les copépodes parasites ont déployé une large palette de variations morphologiques dans leur adaptation à la vie parasitaire. Il peut alors en résulter des organismes de formes déroutantes, montrant un corps profondément modifié, allant jusqu'à la disparition totale de toute trace de segmentation et d'appendices, mais avec toujours une structure de fixation, soit néoformée, soit résultant de la modification d'un ou plusieurs appendices. La classification des copépodes est celle de Razouls et Raibaut (1996), complétée par les travaux de Martin et Davis (2001). La majorité d'entre eux est parfois placée au sein de l'*infra*-classe des néocopépodes, **Neocopepoda** Huys et Boxhall, 1991, au sein du super-ordre des podoples, **Podoplea** Geisbercht, 1882. Les podoples comprennent 3 ordres hébergeant des ichthyoparasites : les **Cyclopoida**, les **Poecilostomatoida** et les **Siphonostomatoida.**

Les cyclopoïdes, Cyclopoida Burmeister, 1834

Le point commun à ces organismes parasites réside en une bouche plus ou moins béante, que le labre n'obture pas et qui s'ouvre, sans faire saillie, à la surface inférieure du prosome. Les ichthyoparasites se trouvent dans une des 15 familles de l'ordre, celle des **Lernaeidae** (tableau 18**)**.

Les lernéïdés, Lernaeidae Cobbold, 1879

Le genre *Lernaea* Linnaeus, 1758 comprend des espèces dont le corps, cylindriforme, est constitué principalement par le prosome et terminé par un court urosome porteur de deux sacs ovigères. Le céphalosome porte, antérieurement, des structures de fixation néoformées évoquant les branches d'un harpon (ancre antérieure). Alors que les appendices céphaliques sont absents ou atrophiés, les pattes thoraciques sont présentes, mais régressées (figure 201). Dulçaquicoles, les lernées évoluent par trois stades nauplius et cinq copépodites. Le genre compte plus de 110 espèces dont beaucoup ont été trouvées sur des poissons peuplant les eaux douces africaines (voir Les affections des téguments).

Figure 201. *Lernaea* sp. (Copepoda, Lernaeidae).

A. Dessin schématique. B. Photomacrographie. Cliché M. Dorson.

Abd, abdomen ; P, pattes vestigiales ; Pcph, processus céphalique ; Sov, sacs ovigères ; Th, thorax.

Les poecilostomatoïdes, Poecilostomatoida Thorell, 1859

Les représentants de ce taxon comprennent des formes associées ou parasites d'invertébrés et de poissons, principalement marins. Quelques espèces se rencontrent libres dans le plancton marin. Seules 10 des 46 familles de l'ordre comptent des ichthyoparasites (tableau 18) dont 4, les **Chondracanthidae**, les **Ergasilidae**, les **Pharodidae** et les **Philichthyidae,** sont présentées ci-après. À l'exception des ergalisilidés dont les membres sont dulçaquicoles et rarement marins, mais vivent aussi en eau saumâtre, les 3 autres familles ne comprennent que des ichthyoparasites marins.

Les chondracanthidés, Chondracanthidae Milne-Edwards, 1840

Parmi les poecilostomatoïdes parasites de poissons, cette famille est la plus riche en diversité morphologique et en nombre d'espèces (plus de 310 appartenant à une soixantaine de genres), ces dernières se rencontrant en majorité sur des téléostéens marins, des élasmobranches et même des holocéphales. Le corps de la femelle montre les trois tagmes classiques, mais avec souvent des fusions de segments. Il est en outre caractérisé par la présence de processus allongés, comme chez les espèces du genre *Chondracanthus* Delaroche, 1811 (figure 202). Le mâle est nain, fixé à proximité des fentes génitales de la femelle.

Figure 202. *Chondracanthus zei* (Copepoda, Chondracanthidae) femelle en vue ventrale. Parasite branchial du saint-pierre *Zeus faber*.

Dessin A. Raibaut d'après Kabata, 1979.

Les ergasilidés, Ergasilidae Von Nordmann, 1832

Avec leur corps évoquant un cône inversé, les ergasilidés, ectoparasites surtout branchiaux, ont conservé une nette segmentation, ainsi que des pattes thoraciques bien développées et sétigères, à l'exception de la quatrième qui est réduite. Le prosome porte un œil dorsal et les pièces buccales en sa partie ventrale. La fixation est assurée par les deux antennes unciformes fonctionnant comme les deux branches d'une pince qui viennent s'implanter dans un filament branchial. Le premier segment de l'urosome, très développé, porte les sacs ovigères (figure 198). Les ergasilidés ont un cycle biologique comprenant de 3 à 6 stades nauplius, suivis de 5 ou

6 stades copépodites. Seule la femelle est parasite (le mâle est libre) dans cette famille qui comporte une quarantaine de genres et au moins 180 espèces, dont environ 140 pour le seul genre *Ergasilus* Von Nordmann, 1832 (figure 203), parasites des poissons surtout dulçaquicoles ou saumâtres, rarement marins, sténoxènes, voire euryxènes (voir Les affections de la sphère branchiale).

Figure 203. A. *Ergasilus lizae* (Copepoda, Ergasilidae). Exemple d'ergasilidé. D'après Ben Hassine, 1983. B. *Ergasilus* sp. Photomacrographie d'un individu isolé d'une branchie.

A1, antennule ; A2, antenne ; Y, œil nauplial ; Sgmg, segment génital ; Sov, sacs ovigères ; P, peréiopodes.

Les pharodidés, Pharodidae Illg, 1948

La famille comprend le seul genre *Pharodes* Wilson, 1935 (autrefois placé dans les chondracanthidés) dont la femelle montre deux énormes dilatations latérales du corps comme, par exemple, *P. banyulensis* Delamare Deboutteville et Nunes-Ruivo, 1952, espèce fixée sur les branchies de poissons gobiidés et blenniidés et qui est souvent pathogène (figures 204 et voir Les affections de la sphère branchiale).

Figure 204.*Pharodes banyulensis* (Copepoda, Pharodidae).

A. Parasite branchial d'un gobie à 4 taches *Deltentosteusquadrimaculatus* : mâle à gauche ; femelle à droite. Dessin A. Raibaut d'après Delamare-Deboutteville, 1951. B. Photomacrographie d'une femelle implantée sur un arc branchial. Cliché A. Raibaut.

Sov, sac ovigère.

Les philichthyidés, Philichthyidae Vogt, 1877

Cette famille regroupe des copépodes qui se sont, pour la plupart, adaptés au système latéral de poissons téléostéens. Il s'ensuit des modifications morphologiques profondes. Le corps, qui n'a plus aucune trace de segmentation, montre de curieuses expansions allongées. Les pattes thoraciques sont vestigiales. C'est le cas, par exemple, de *Philichthys xiphiae* Steenstrup, 1862 qui vit dans les canaux céphaliques de l'espadon en Atlantique nord et en Méditerranée (figure 205). Les philichthyidés ont, en outre, développé l'endoparasitisme, rare chez les copépodes parasites de poissons. C'est le cas des espèces du genre *Sarcotaces* Olsson, 1872 dont les femelles ont un corps piriforme couvert de protubérances donnant à sa

surface un aspect verruqueux (figure 206). Les appendices sont rudimentaires. Les femelles sont enfermées à l'intérieur d'un kyste sous-cutané, pyriforme, inclus dans la musculature du tronc et même dans la paroi rectale ou la cavité viscérale du poisson hôte.

Figure 205. *Philichthysxiphiae* (Copepoda, Philichthyidae).

A. Femelle en vue ventrale. Parasite des canaux céphaliques de l'espadon *Xiphias gladius*. Dessin A. Raibaut d'après Kabata, 1979. B. Photomacrographie d'un couple de parasites ; la flèche indique le mâle. Cliché A. Raibaut.

Figure 206. *Sarcotaces* sp. (Copepoda, Philichthyidae) femelle en vue ventrale.

Parasite formant des galles dans la paroi abdominale des poissons téléostéens. Dessin A. Raibaut d'après Kabata, 1970.

Les siphonostomatoïdes, Siphonostomatoida Thorell, 1859

Cet ordre comprend les formes les plus évoluées et les plus modifiées dans l'adaptation à la vie parasitaire avec, notamment, l'acquisition d'un complexe buccal différencié en un cône (siphon), constitué surtout par une gouttière labiale avec, à l'intérieur, deux mandibules allongées terminées par des denticules. Beaucoup de ces parasites se distinguent en outre par la présence, dans leur cycle biologique, d'un stade larvaire unique, fixé par un filament frontal, le chalimus. Les copépodes siphonostomes, presque exclusivement parasites (trois genres ont été trouvés libres dans le plancton marin profond), sont répartis en 40 familles dont 19 ont développé des associations parasitaires avec des poissons (tableau 18). Les principaux genres de 5 d'entre elles sont présentés ci-après.

Les caligidés, Caligidae Burmeister, 1834

Les caligidés sont des copépodes siphonostomes, au corps aplati dorso-ventralement et recouvert d'un bouclier dorsal laissant apparaître le péréionite précédant le segment génital. Ces organismes constituent une entité parasitaire appelée « poux de mer » (*sea lice*) dont l'impact est permanent, tout spécialement en salmoniculture marine (Pike et Wadsworth, 1999) (voir Les affections des téguments : dermatoses parasitaires). Huit genres sur 53, dont *Caligus*, *Lepeophtheirus*, *Caligodes* Heller, 1865, *Heniochophilus*Yamaguti et Yamasu, 1959, *Parapetalus*Steenstrup et

Lütken, 1861, *Pseudocaligus*Scott, 1901, *Pseudolepeophtheirus* Markevich, 1940, qui groupent au moins 550 espèces, sont ichthyoparasites externes, les deux premiers des genres cités étant les plus importants en pratique.

Caligus Müller, 1785

Il est caractérisé, entre autres, par la présence de deux petites dépressions cupuliformes, les lunules frontales situées à la base des antennules (figure 207).

Figure 207. *Caligus minimus* (Copepoda, Caligidae).

A. femelle en vue dorsale. D'après A. Raibaut et Ben Hassine, 1977. B. Photomacrographie A. Raibaut.

A1, antennule ; Abd, abdomen ; Lf, lunule frontale ; Sgtg, segment génital ; Sov, sac ovigère.

Lepeophtheirus von Nordmann, 1832

L'espèce la plus connue, *L. salmonis*Krøyer, 1837 est dépourvue de lunules (figures 208). Elle est victime d'un hyperparasitime causé par la microsporidie *Desmozoon lepeophtherii* (= *Paranucleospora theridion)*, récemment rapportée comme pathogène dans les élevages de saumon atlantique (cf. Groupe 5 - Les entérocytozoonidés, Enterocytozoonidae Cali et Owen, 1990).

Figure 208. *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda, Caligidae).

A. femelle en vue dorsale. Parasite tégumentaire du saumon atlantique *S. salar* et, plus généralement, des salmonidés en milieu marin. Dessin A. Raibaut, d'après Kabata, 1979. B. Photomacrographie de cinq femelles et d'un mâle (flèche). © T. Poppe.

Abd, abdomen ; Sgtg, segment génital.

Les lernéopodidés, Lernaeopodidae Milne-Edwards, 1840

Seules les femelles sont parasites ; les mâles, nains, vivent sur le corps de leurs partenaires. Les lernéopodidés femelles ont une morphologie caractérisée, d'une part, par la disparition totale de la segmentation et des pattes thoraciques (seuls les appendices céphaliques, A1, A2, Md, Mx1, Mx2, ainsi que les Mxp demeurent) et, d'autre part, par un système de fixation absolument original. Ce dernier consiste en une structure, le bouton fixateur (*bulla* des anglo-saxons), implanté dans les tissus de l'hôte et tenu dans les deux maxilles souvent allongées et hypertrophiées (bras). Ce bouton a la même origine que le filament frontal permettant la fixation de la larve infestante libre, le copépodite. Il y a près de 90 genres de lernéopodidés, tous parasites de poissons, surtout marins. Citons les genres *Achtheres, Allela, Charopinus, Clavella, Salmincola, Tracheliastes.*

Achtheres von Nordmann, 1832

Chez ces copépodes dulçaquicoles, le céphalothorax trapu, plus court que le tronc, émet des bras également plus courts que lui et porte une carapace dorsale très chitineuse. Un secteur rétréci sert de transition avec le tronc massif, effilé en arrière, et portant 2 sacs ovigères assez courts, mais de fort diamètre (figure 209).

Figure 209. *Achteres percarum* (Copepoda, Lernaeopodidae) femelle en vue ventrale.

Parasite de la sphère branchiale des percidés. Dessin A. Raibaut d'après Kabata, 1984b.

Abd, abdomen ; Br, bras (Mx2) ; Bt, bouton terminal de fixation (Mxp) ; Cph, tête ; Sov, sacs ovigères ; Trc, tronc (thorax).

Allela Leigh-Sharpe, 1925

Le céphalothorax a des bras très courts. Sur la face ventrale de la femelle, on observe souvent la fixation d'un mâle. De l'extrémité postérieure du tronc s'échappent 2 sacs ovigères en forme de cylindre légèrement renflé (voir Les affections de la sphère branchiale : branchites parasitaires) (figure 210).

Figure 210. *Allela macrotrachelus* (Copepoda, Lernaeopodidae) femelle.

Parasite de la sphère branchiale. Le mâle est fixé sur la femelle. D'après A. Raibaut, 1996.

Br, bras (Mx2) ; Trc, tronc.

Charopinus Krøyer, 1863

Les espèces de ce genre et d'un genre voisin (*Pseudocharopinus* Kabata, 1964) vivent sur le corps ou dans les cavités branchiales de sélaciens. *Charopinus dubius* Scott, 1901 a été rencontré dans la cavité bucco-pharyngienne de diverses raies (figure 211).

Figure 211. *Charopinus dubius* (Copepoda, Lernaeopodidae) femelle en vue latéro-dorsale.

Parasite bucco-pharyngien de raies. Dessin A. Raibaut, d'après Raibaut et Maamouri, 1975.

Br, bras (Mx2) ; Bt, bouton terminal de fixation (Pmx) ; Cph, tête ; Sov, sacs ovigères ; Trc, tronc.

Clavella Oken, 1815

Vivant sur des téléostéens marins, il comprend plus de 50 espèces, surtout de l'hémisphère nord. Une espèce, *C. adunca* Strøm, 1762 est très commune sur divers gadidés de l'Atlantique nord. La femelle se caractérise par des bras (Mx2) courts, entièrement fusionnés. Le cou est aussi long que le tronc (figure 212).

Figure 212. *Clavella adunca* (Copepoda, Lernaeopodidae) femelle en vue latérale.

Parasite branchial de gadidés. Dessin A. Raibaut d'après Kabata, 1979.

Abd, abdomen ; Br, bras (Mx2) ; Bt, bouton terminal de fixation (Pmx) ; Sov, sacs ovigères ; Trc, tronc.

Salmincola Wilson, 1915

Le céphalothorax, court et trapu, est incliné vers l'avant par rapport à l'axe du tronc, les bras cylindriques, fusionnés en partie distale, sont plus courts que le tronc ; le bouton de fixation est plutôt petit, subsphérique et le point de flexion marqué. Les espèces de ce genre parasitent essentiellement des salmonidés et des corégonidés dans les régions Pacifique nord et Atlantique nord (voir Les affections de la sphère branchiale : branchites parasitaires) (figure 213).

Figure 213. *Salmincola californiensis* (Copepoda, Lernaeopodidae) femelle en vue latérale.

Parasite de la sphère branchiale et des téguments de divers salmonidés. Dessin A. Raibaut d'après Kabata, 1979.

Br, bras (Mx2) ; Bt, bouton terminal de fixation (Mxp) ; Cph, tête ; Sov, sacs ovigères ; Trc, tronc.

Tracheliastes Nordmann, 1832

Surtout parasites de cyprinidés, ces organismes ont un céphalothorax cylindrique allongé, séparé du tronc par un sillon et un cou de faible longueur. Les bras sont plus longs que le céphalothorax et se rejoignent à leur extrémité distale. Le bouton de fixation, de petite taille, est implanté superficiellement au niveau des nageoires, plus rarement des écailles de l'hôte (voir Les affections des téguments : dermatoses parasitaires) (figure 214).

Figure 214. *Tracheliastes polycolpus* (Copepoda, Lernaeopodidae).

A. Femelle en vue dorsale. Parasite des nageoires de divers cyprinidés. Dessin A. Raibaut d'après Kabata, 1979. B. Photomacrographie. © A. Raibaut.

Br, bras (Mx2) ; Bt, bouton terminal de fixation (Mxp) ; Cph, tête ; Sov, sacs ovigères ; Trc, tronc.

Les pandaridés, Pandaridae Milne-Edwards, 1840

Ces organismes marins se distinguent par la présence de plaques dorsales et latérales sur les segments postérieurs au bouclier dorsal, qui leur donnent un

aspect écailleux (figure 215). Ils portent, en outre, en région ventrale, un nombre variable de coussinets adhésifs. Ils se rencontrent principalement chez les squales, souvent implantés sur le bord des nageoires.

Figure 215. *Pandarus bicolor* (Copepoda, Pandaridae) femelle en vue dorsale montrant l'armature de plaques prolongeant le bouclier céphalique (Cph).

D'après Kabata, 1970.

Abd, abdomen ; Cph, tête.

Les pennellidés, Pennellidae Burmeister, 1834

Les pennellidés regroupent des copépodes marins, implantés plus ou moins profondément dans le corps de leur hôte : cavités buccale et branchiale, branchies, masses musculaires, yeux, cœur, rein. En raison de leur régime hématophage et de leur grande taille (plusieurs centimètres quelques fois), ce sont de dangereux parasites. Une deuxième caractéristique des pennellidés, rare dans le monde des parasites, concerne les hôtes qui sont soit ectothermes (téléostéens), soit homéothermes (cétacés). Une troisième caractéristique de ces copépodes est leur hétéroxénie, le premier hôte pouvant être un poisson ou un mollusque.

Le corps des pennellidés femelles est profondément adapté au parasitisme. La forme la plus classique est celle d'un cylindre plus ou moins contourné, ne présentant plus de segmentation, les différents tagmes étant fusionnés. La région antérieure est pourvue d'un système de fixation, souvent d'aspect radiculaire, implanté dans les tissus avoisinants. Au moins 31 genres et près de 250 espèces composent la famille.

Cardiodectes Wilson, 1917

La seule espèce du genre, *C. medusaeus* Wilson, 1908, montre une région antérieure pourvue d'une touffe dense de processus digitiformes (figure 216). Toute cette partie est implantée dans le bulbe aortique de son hôte téléostéen, le reste du corps faisant saillie, à angle droit, à l'extérieur (figure 217). Le premier hôte est un gastéropode pélagique du genre *Clio*.

Figure 216. *Cardiodectes medusaeus.* (Copepoda, Pennellidae) femelle en vue latérale.

Sa partie antérieure est implantée par un réseau complexe de processus céphaliques (Pcph) dans le bulbe aortique de divers myctophidés. Dessin A. Raibaut d'après Perkins, 1983.

Cph, tête ; Pcph, processus céphaliques ; Sov, sacs ovigères ; Trc, tronc.

Figure 217. Myctophidae poisson lanterne (espèce non précisée), cardiodectose à *Cardiodectes medusaeus* (Pennellidae).

La partie antérieure du copépode est implantée dans le bulbe aortique, mais le tronc et les sacs ovigères sortent du corps du poisson. Cliché A. Raibaut.

Haemobaphes Steenstrup et Lütken, 1861

Fixés à la base des arcs branchiaux de leurs hôtes téléostéens, les copépodes de ce genre (plus de 10 espèces) possèdent un cou allongé, de faible diamètre, doté d'un système d'ancrage simple, suivi d'un fort tronc contourné, prolongé de sacs ovigères groupés en deux spirales cylindriques (figure 218).

Figure 218. *Haemobaphes diceratus* (Copepoda, Lernaeoceridae) femelle.

Tronc et cou en vue latérale, tête tournée en vue ventrale. La limite tronc-région céphalique est indistincte et des tubercules ornent l'abdomen. D'après Kabata, 1967.

Abd, abdomen ; Cph, tête ; Pcph, processus céphaliques ; Sov, sacs ovigères ; Trc, tronc.

Lernaeenicus Wilson, 1932

Le corps est cylindrique, allongé. Les ancres antérieures sont simples ou ramifiées, au nombre d'une paire ou de plusieurs. En Méditerranée et surtout en Atlantique nord, une espèce, *L. sprattae* Sowerby, 1806, commune sur la sardine ou le sprat, montre deux ancres céphaliques dirigées vers l'arrière et fonctionnant comme les branches d'un harpon (figure 219). Ces copépodes sont implantés dans l'œil ou dans les masses musculaires (voir Affections des organes des sens).

Figure 219. *Lernaeenicus sprattae* (Copepoda, Pennellidae) femelle.

Tronc en vue latérale et céphalothorax en vue dorsale. D'après Beverley-Burton, 1984.

Pcph, processus céphaliques ; Trc, tronc.

Lernaeocera Blainville, 1822

Le dispositif d'attachement est formé d'une ancre à 3 branches ; le tronc est volumineux et montre une torsion dite sigmoïde. Les sacs ovigères sont filiformes, très allongés et pelotonnés. Ils contiennent des œufs sériés, discoïdes (figure 220). *Lernaeocera branchialis* Linnaeus, 1767 est une espèce commune sur les branchies de divers gadidés de l'Atlantique nord-est (voir L'altération de l'état général et Les affections de la sphère branchiale : branchites parasitaires).

Figure 220. *Lernaeocera branchialis* (Copepoda, Pennellidae) femelle.

Parasite branchial. D'après Kabata, 1970.

Cph, céphalon ; Pcph, processus céphaliques ; Sov, sacs ovigères pelotonnés.

Lernaeolophus Heller, 1865

L'espèce la plus fréquemment citée, *L. sultanus* Milne Edwards, 1840, montre un corps dont la région céphalique, équipée d'ancres de fixation ramifiées et robustes, porte la bouche entourée de pièces buccales atrophiées. À la suite, le corps se rétrécit (cou). Toute cette partie antérieure est enfoncée dans le plafond buccal de plusieurs espèces de téléostéens marins (parasitisme euryxène). On observe un tronc renflé émergeant de l'hôte, qui correspond, en grande partie, à un segment génital hypertrophié se terminant par des processus ramifiés rigides (filaments caudaux) au sein desquels se trouvent les sacs ovigères filiformes (figure 221, voir L'altération de l'état général et Les affections des téguments : dermatoses parasitaires).

Figure 221. *Lernaeolophus sultanus* (Copepoda, Pennellidae) femelle.

A. Parasite de la cavité buccale. Un amas de filaments abdominaux (Fabd) masque les sacs ovigères. D'après Raibaut et Ktari, 1971. B. Photomacrographie. Cliché A. Raibaut.

Abd, abdomen ; B, région buccale ; Fabd, filaments abdominaux ; Pcph, processus céphaliques.

Pennella Oken, 1815

Ces parasites musculo-tégumentaires vivent sur divers grands poissons pélagiques (thons, espadons, poisson-lune…), ainsi que sur plusieurs cétacés (c'est d'ailleurs parmi les pennelles parasitant ces mammifères que se trouve le record de taille, de l'ordre d'une soixantaine de centimètres, rivalisant avec celle des plus grands crustacés décapodes !). Le tronc cylindrique porte, en partie distale, des filaments caudaux et se prolonge, à l'opposé, par un cou long et fin qui émet trois ancres simples (figure 222).

Figure 222. *Pennella remorae* (Copepoda, Pennellidae) femelle.

A. Parasite musculo-tégumentaire des grands poissons pélagiques. D'après cliché A. Raibaut. B. Photomacrographie. © A. Raibaut.

Fcdx, filaments caudaux ; Pcph, processus céphalique ; Sov, sacs ovigères pelotonnés ; Trc, tronc.

*Peroderma*Heller, 1865

Le corps de la femelle présente une morphologie typique : un tronc cylindrique et trapu, évoquant la forme d'un concombre, porteur de deux longs sacs ovigères en partie distale. Vers le tiers antérieur, émerge, de façon orthogonale, le céphalothorax court, se prolongeant par un buisson de ramifications, les rhizoïdes céphaliques, implantés dans le tissu rénal du poisson (figure 223). Seuls les sacs ovigères sont visibles de l'extérieur (voir Les affections du système excréteur).

Figure 223. *Peroderma cylindricum* (Copepoda, Pennellidae) femelle.

A. Parasite implanté dans les reins. B. Photomacrographie d'un spécimen issu d'une sardine. Cliché A. Raibaut.

Rhzc, rhizoïdes ; Trc, tronc ; Sov, sacs ovigères coupés.

Les sphyriidés, Sphyriidae Wilson, 1919

Ces organismes ont la partie antérieure du céphalothorax expansée dans le tégument et la musculature de l'hôte, les cavités branchiales et même certains organes des sens, tels que les narines constituant un dispositif d'attachement (ou marteau), tandis que la partie postérieure étroite forme un cou dépassant à l'extérieur, suivi d'une transition distincte avec un large tronc aplati ou renflé selon l'état de contraction de ses muscles (figure 224). La famille renferme une soixantaine d'espèces marines.

Figure 224. *Sphyrion lumpi* (Copepoda, Sphyriidae) femelle en vue dorsale.

Parasite implanté dans la musculature de poissons, tels que *Cyclopterus lumpus*, *Anarhichas lupus*, *Sebastes marinus* et de macrouridés. D'après Kabata, 1979.

Pcph, processus céphalique ; Gov, grappes ovigères.

*Sphyrion*Cuvier, 1830

Parmi les neuf espèces de ce genre, *S. lumpi* Krøyer, 1845 (figure 225), est très commun, les femelles étant implantées dans les masses musculaires de divers téléostéens de l'Atlantique nord, certains ayant un intérêt commercial. Ils engendrent la dépréciation des filets de poissons.

Figure 225. Grenadier (Macrouridae), infesté de *Sphyrion* (S) et de *Lophoura* (L), copépodes sphyriidés.

Cliché A. Raibaut.

Les malacostracés, Malacostraca Latreille, 1802

Les malacostracés sont des crustacés dont le corps est agencé en 3 régions : la tête, le thorax et l'abdomen. Toutes ces régions anatomiques sont dotées d'appendices, et chacune est composée d'un nombre de segments, ou métamères, en nombre constant : 5 ou 6 segments céphaliques

(céphalomères), selon que le segment portant les yeux est considéré ou non comme un somite ; 8 thoraciques (thoracomères) et 6 ou 7 abdominaux (pléomères). Les orifices génitaux occupent une position définie sur les thoracomères : le 6e chez la femelle et le 8e chez le mâle. La première paire de péréiopodes et les 2 ou 3 suivantes, quand elles existent, sont modifiées en maxillipèdes (Mxp), servant à la prise de nourriture, tandis que les 5 premières paires de pléopodes sont presque toujours biramées et que la 6e, quand elle est présente, s'aplatit pour former une nageoire caudale, le telson (figure 198).

Les malacostracés ichthyoparasites se rencontrent, pour la plupart, dans la sous-classe des eumalacostracés, **Eumalacostraca** Grobben, 1892. Au sein de cette sous-classe, 4 super-ordres ont été identifiés parmi lesquels se trouvent les péracarides **Peracarida** Calman, 1904.

Malacostracés au tégument peu calcifié, les péracarides sont plutôt de petite taille (5 à 40 mm) et leur carapace, quand elle est présente, est soudée, au plus, aux 4 premiers péréionites dont le premier, toujours fusionné avec la tête, porte des Mxp. Principalement aquatiques, mais comportant des formes aériennes, les péracarides comportent plus de 400 espèces ichthyoparasites réparties dans les ordres des **Amphipoda** et surtout des **Isopoda.**

Les amphipodes, Amphipoda Latreille, 1816

Les amphipodes sont des péracarides sans carapace, aux yeux sessiles et au corps comprimé latéralement. Leurs paires d'appendices A1, A2 et P1 à P7 sont dénuées d'exopodites ; les P1 sont modifiés en maxillipèdes (Mxp) et les P2 et P3 en appendices préhenseurs (gnathopodes) ; les pléopodes (pl) forment 2 séries : pl1 à pl3, en rames multi-articulées, suivies de pl4 et pl5 qui ressemblent aux uropodes (pl6). Un des 4 sous-ordres, celui des **Gammaridea** Latreille, 1802 (plus de 120 familles), recèle de possibles ichthyoparasites dans les familles des **Laphystiidae** Sars, 1893 (*Laphystius* Agassiz, 1846, syn. *Lafystius* Krøyer, 1842) (figure 226), des **Aoridae** Stebbing, 1899 et des **Ischyroceridae** Stebbing, 1899.

Figure 226. *Laphystius sturionis* (Amphipoda, Laphystiidae).

D’après Sars, 1895.

A1-2, antennes ; P1-7, péréiopodes ; Pl, pléopodes ; Plco, plaques coxales ; Ur, uropodes.

Les isopodes, Isopoda Latreille, 1817

Péracarides dépourvus de carapace, les isopodes sont aplatis dorso-ventralement. Le céphalon porte des yeux sessiles dorsaux et ventraux, des A1 et A2 uniramées, puis les Md et les Mx1 et Mx2. Le péréion, constitué de 7 thoracomères (Th2 à Th8) qui correspondent aux péréionites I à VII, porte des péréiopodes uniramés, au nombre de 5 à 7 paires (P2 à P8) ; les P1, et parfois même les P2, sont modifiées en Mxp, les autres pattes étant toutes semblables, d’où le nom d’isopodes. Les sternites V et VII portent respectivement les organes génitaux femelles et les papilles génitales mâles. Le pléon, comportant au maximum 6 segments dont le dernier est fusionné avec le telson (pléotelson) pourvu d’uropodes, porte des pléopodes aplatis et biramés, à double fonction : natatoire et respiratoire ; de plus, pl2 porte les appendices copulateurs. Cette organisation générale (figure 198) peut être très altérée par la fusion de divers segments chez certaines espèces ichthyoparasites. Ces dernières appartiennent à 2 des sous-ordres du groupe, les **Flabellifera** et les **Gnathiidea**.

Les flabellifères, Flabellifera Sars, 1882

Les flabellifères (> 20 familles) ont une paire de Mxp1, suivie de 7 péréiopodes, les mâles présentant un pénis sur le sternum du 7e péréionite. Ces organismes forment un groupe polyphylétique très diversifié qui compte environ 3 000 espèces, réparties en 175 genres et 15 familles. Les ichthyoparasites se trouvent dans l’une d’entre elles, celle des **Cymothoidae**. Il convient de signaler, en plus, que d’autres flabellifères agissent en prédateurs plutôt qu’en ichthyoparasites, s’attaquant aux poissons pris dans des filets, blessés, affaiblis ou à leurs cadavres. Ces organismes appartiennent aux égidés, **Aegidae** White, 1850, corallanidés, **Corallanidae** Hansen, 1890, cirolanidés, **Cirolanidae** Dana, 1852 et tridentellidés, **Tridentellidae** Bruce, 1984, et diffèrent des cymothoïdés par leurs 4 dernières paires de pattes qui sont non préhensiles.

Les cymothoïdés, Cymothoidae Leach, 1818

Les cymothoïdés sont des isopodes aux membres dépourvus de soies et dont le segment terminal des pattes (P2 à P8) porte de gros crochets recourbés allant en s'effilant de façon régulière. Ces organismes sont tous des ichthyoparasites externes au stade adulte, et parfois larvaire, dans les deux sexes ; parasites hématophages, ils occasionnent diverses lésions cutanées, branchiales et/ou de la muqueuse buccale, et entraînent des troubles osmotiques et sanguins (anémie). Généralement peu spécifiques d'hôte, ils se rencontrent dans tous les milieux, mais surtout dans les eaux salées, de préférence chaudes. La famille contient 5 sous-familles représentant une quarantaine de genres (tableau 19). Dans leur cycle biologique, ces isopodes sont des hermaphrodites protandriques qui, suite à des stades larvaires appelé « pullus », passent par une phase mâle qui évolue ensuite vers une phase femelle. Comme des modifications morphologiques accompagnent ces transformations, un même individu se présente différemment au cours du temps, ce qui complique son identification par un non-spécialiste.

Tableau 19. Panorama des isopodes cymothoïdés ichthyoparasites, de leurs biotopes, aire géographique, stades parasitaires, hôtes et microhabitat. Sourc : J.P. Trilles, 2005 (d'après Trilles, 1994).

Sous-famille	**Genre**	**(1)**	**Milieu et aire géographique**	**Stade parasitaire Groupes d'espèces-hôtes (microhabitat)**
Anilocrinae				**Adulte et / ou larve**
	Amblycephalon	2	Marin : océan Indien et mers connexes	Téléostéens : Sphyraenidae (nageoires)
	*Anilocra**	49	Marin : mondiale	Téléostéens surtout (tégument, narines) ; Elasmobranches (tégument)
	Asotana	3	Dulçaquicole : néotropicale	Téléostéens (cavité bucco-branchiale, tégument, cavité péritonéale)
	Braga	7	Dulçaquicole, plus rarement marin : néotropicale (Brésil, Argentine)	Téléostéens (cavité bucco-branchiale, tégument, branchies)

	Creniola	3	Marin : sous-région australienne	Téléostéens surtout (tégument) ; Elasmobranches (tégument)
	Enispa	2	Marin : océan Indien et mers connexes, Pacifique et mers connexes	Téléostéens : Carangidae surtout (bouche, cavité buccale, tégument)
	Isonebula	2	Dulçaquicole : néotropicale (Argentine)	Téléostéens : Curimatidae (tégument)
	Lathraena	1	Dulçaquicole : néotropicale (Brésil)	Téléostéens : Engraulidae (cavité buccale)
	*Nerocila**	42	Tous milieux mais surtout marin : mondiale	Téléostéens surtout (nageoires, tégument, opercules) ; Elasmobranches (tégument)
	Norileca	3	Marin : Pacifique et mers connexes	Téléostéens : *Selar*, *Parexocoetus* (tégument, branchies)
	Olencira	2	Marin : Atlantique nord et mers connexes	Téléostéens : Clupeidae (cavité buccale)
	Pleopodias	4	Marin : Pacifique et mers connexes, Atlantique tropical est et mers connexes	Téléostéens : *Diaphus caeruleus* (tégument)

* présenté dans le texte ; (1) nombre minimum d'espèces ; (*) nombreuses espèces *incertae sedis* ; NB : cavité intra-tégumentaire : les parasites sont susceptibles d'atteindre la paroi de la cavité abdominale en pénétrant à travers le tégument et les masses musculaires.

Les anilocrinés, Anilocrinae Schioedte and Meinert, 1881

Sous-famille cosmopolite, elle comporte 15 genres et autour de 140 espèces, surtout marines, parfois dulçaquicoles, ichthyoparasites des téléostéens et, à un degré moindre, de quelques sélaciens. Elle est représentée ici par les genres *Anilocra* et *Nerocila*, composés de gros isopodes d'une longueur excédant 5 cm.

Anilocra Leach, 1818

Les anilocres (figure 227), parasites tégumentaires, ont la partie antérieure du céphalon courbée vers le bas et son bord postérieur non lobé ; il présente une nette séparation du péréion d'avec le pléon (figure 228).

Figure 227. ***Anilocra physodes*** **(Isopoda, Cymothoidae).**

A. forme femelle en vue dorsale. D'après J.P. Trilles. B. Photomacrographie d'une vue dorsale d'une forme mâle (à gauche) et d'une forme femelle. © J.P. Trilles.

Figure 228. ***Pagellus erythrinus*** **pageau, cymothoïdose.**

Noter l'intense réaction nécro-hémorragique engendrée par un couple de *Anilocra physodes*(Cymothoidae) ; la flèche indique le mâle. Cliché J.P. Trilles.

Nerocila Leach, 1818

Les nérociles (figure 229), également tégumentaires et souvent localisées aux nageoires, présentent un céphalon étendu en partie antérieure et trilobé en arrière, une nette séparation péréion-pléon et des uropodes dépassant largement le bord du pléotelson (figures 198 et voir Les affections des téguments : dermatoses parasitaires).

Figure 229. ***Nerocila orbignyi*** **(Isopoda, Cymothoidae).**

A. Forme femelle en face dorsale (d) et ventrale (v). D'après J.P. Trilles. B. Photomacrographie des faces ventrale et dorsale d'un sujet femelle. © J.P. Trilles.

Les cératothoïnés, Ceratothoinae Schioedte et Meinert, l883

Sous-famille également cosmopolite de 5 genres et environ 45 espèces marines, les cératothoïnés atteignent aussi les téléostéens et, à un degré moindre, quelques sélaciens.

Ceratothoa Dana, 1852, syn *Meinertia* Stebbing, 1893

Chez les *Ceratothoa*, parasites buccaux, le céphalon porte des A2 plus longues que les A1 et en contact marqué avec elles, son bord postérieur est non lobé, tandis que, vers l'arrière du corps, le pléon s'encastre dans le péréion (figure 230 et voir Les affections du système digestif). L'espèce *C. oestroides* Risso, 1816, est souvent incriminée dans des mortalités en élevages méditerranéens (Romestand et Trilles, 1977a, b).

Figure 230. *Ceratothoa parallela* (Isopoda, Cymothoidae).

A. Forme femelle en vue dorsale. D'après cliché de J.P. Trilles. B. Photomacrographie d'une forme mâle et d'une forme femelle. © J.P. Trilles.

Emetha Schioedte et Meinert, l883

Le genre *Emetha* (figure 231), décrit sur les Sparidae et Centrarchidae sauvages, a été observé, au stade larvaire (pulli II) en élevage de bar *Dicentrarchus labrax*, associé à des mortalités pouvant atteindre 10 %, avec nécroses branchiales, ulcères cutanés, hémorragies cutanées et lésions oculaires (voir Les affections des téguments : dermatoses parasitaires).

Figure 231. *Emetha audouini* (Isopoda, Cymothoidae), forme femelle en vue dorsale.

D'après cliché de J.P. Trilles, 1972.

Les cymothoïnés, Cymothoinae Schioedte et Meinert, 1884

Les membres de ce groupe cosmopolite d'isopodes, comptant autour de 6 genres et 60 espèces pour la plupart marines, atteignent les téléostéens.

Les livonécinés, Livonecinae Schioedte et Meinert, 1884

Ce groupe, également cosmopolite, est constitué de 19 genres et environ 130 espèces, parasites de téléostéens et de quelques sélaciens. *Livoneca* Leach, 1818, parasite cutané, est présenté ici (figure 232). *Mothocya* Hope,

1851 (figures 233 et 234), parasite branchial et accessoirement de la cavité buccale, est relativement spécifique des Athériniformes.

Figure 232. *Livoneca* sp. (Isopoda, Cymothoidae), forme femelle non ovigère, en vue dorsale, provenant d'un sar *Pelamys sarda*.

Dessin de J.P. Trilles d'après Dollfus et Trilles, 1976.

Figure 233. *Mothocya epimerica* (Isopoda, Cymothoidae).

A. Forme femelle en vue dorsale. Noter l'asymétrie corporelle permettant au parasite d'épouser la courbure de l'opercule. D'après cliché de J.P. Trilles. B. Photomacrographie d'une forme femelle, en vue dorso latérale droite. © J.P. Trilles.

Figure 234. *Atherina boyeri* athérine de Boyer, cymothoïdose branchiale à *Mothocya epimerica* (Cymothoidae) localisé sous l'opercule et mimétique (flèches).

Cliché J.P. Trilles.

Les saophrinés, Saophrinae Schioedte et Meinert, 1883

Les membres de cette sous-famille se rencontrent sur des téléostéens dans l'océan Pacifique. Elle présente 1 genre, *Saophra* Bleeker, 1857, syn. *Lobothorax* Bleeker, 1857, et 3 espèces marines.

Les gnathiides, Gnathiidea Hansen, 1916

Les gnathiides ont seulement 5 paires de péréiopodes (P), le second segment thoracique, fondu dans le céphalon, ayant ses P remplacées par des Mx2 et le 8e étant apode. Les mâles ont des mandibules (Md) très développées, en forme de pinces, qui se projettent devant la tête, mais les femelles en sont dépourvues. Deux familles sont présentes, celles des **Gnathiidae** et des **Protognathiidae** Wägele et Brandt, 1988. Nous présentons la première.

Les gnathiidés, Gnathiidae Leach, 1814

Ces crustacés sont tous des ectoparasites larvaires, marins, holoxènes et cosmopolites, dont l'identification est difficile, puisque les adultes sont libres dans l'écosystème. La forme parasitaire larvaire est désignée sous le nom de pranize (figure 235), sans préjudice d'identification spécifique, ni d'un rapport avec le véritable genre *Praniza* Latreille, 1817 (figure 236).

Les gnathiidés ichthyoparasites comportent autour de 10 genres et plus de 180 espèces atteignant les téléostéens et les sélaciens. Le genre le plus fréquent est *Gnathia* Leach, 1814**,** riche de plus 90 espèces, présent sur les branchies et/ou sur les opercules.

Figure 235. Pranize de Gnathiidae (Isopoda).

Le tube digestif est rempli de sang. D’après Raibaut et Trilles, 1993.

Figure 236. Pranize d’isopode Gnathiidae se gorgeant de sang sur une branchie.

Cliché J.P. Trilles.

Les chordés, Chordata Bateson, 1885

Eukaryota ; Opisthokonta ; Metazoa ; Eumetazoa ; Bilateria ; Coelomata ; Deuterostomia ; Craniates vertébrés ; Petromyzontiformes

Les lamproies (une quarantaine d’espèces dont environ la moitié sont parasites) appartenaient à l’ancienne classe des agnathes (ou cyclostomes), c’est-à-dire des vertébrés dépourvus de mâchoires, qui partagent en outre les caractères suivants : corps anguilliforme couvert d’un tégument dépourvu d’écailles et produisant un mucus abondant ; absence de nageoires paires et de ceintures pectorale et pelvienne ; présence chez la plupart des espèces de deux nageoires dorsales dont la seconde est en continuité avec une caudale mal individualisée qui se prolonge par une anale rudimentaire, souvent absente ; 7 paires de pores branchiaux s’ouvrant sur des chambres branchiales qui, bien que communiquant avec la bouche par un « aqueduc », fonctionnent indépendamment de celle-ci (figure 237) ; squelette cartilagineux et vertèbres rudimentaires, la chorde persistant chez l’adulte ; tête portant à sa partie supérieure l’orifice d’un organe olfactif impair médian ; bouche formant une ventouse adaptée à la succion (figures 238 et 239), entourée de cirres labiaux, portant des dents cornées fixées sur des plaques cartilagineuses (cartilage annulaire et cartilage dentaire), dont la répartition est caractéristique de l’espèce ; « langue » mobile possédant elle aussi des dents cornées et jouant le rôle d’une râpe. Cet appareil buccal permet à la fois une solide fixation à la surface du corps du poisson parasité, la perforation de son tégument, l’abrasion des tissus sous-jacents et l’aspiration des débris et du sang,

facilitée par les propriétés anticoagulantes de la salive des lamproies (figures 234 et 235).

Figure 237. ***Petromyzon marinus*** **lamproie marine (Petromyzontiformes, Petromyzontidae).**

Figure 238. ***P. marinus*** **lamproie marine. Bouche et disposition des dents.**

Cliché M. Dorson.

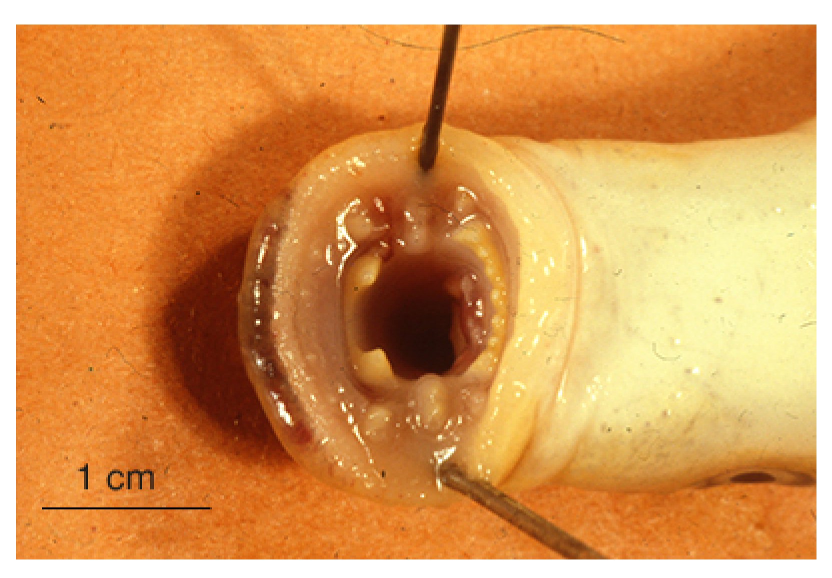


Figure 239. ***Lampetra fluviatilis*** **lamproie fluviatile (Petromyzontiformes, Petromyzontidae).**

Noter la forme de la bouche et la disposition des dents. Cliché M. Dorson.

Le cycle biologique des lamproies comporte une phase de vie libre dulçaquicole correspondant à la reproduction et à la croissance larvaire, suivie d'une phase de vie parasitaire ou prédatrice assurant la croissance des juvéniles et des pré-adultes, qui se déroule, en fonction des espèces soit en eau douce, soit en eau de mer. À l'issue de leur période de croissance, les pré-adultes cessent de s'alimenter et se détachent de leurs hôtes. Une fois libres, les futurs reproducteurs remontent les cours d'eau jusqu'aux zones de frayères, aux fonds constitués de sables et de graviers, dans lesquels ils creusent un nid pour émettre leurs gamètes, la femelle se fixant à un galet avec sa ventouse et le mâle se fixant de la même façon sur la tête de la femelle. Les géniteurs meurent dans les semaines qui suivent la reproduction. L'éclosion des œufs libère des larves ammocètes, aveugles et dotées d'une bouche rudimentaire, qui se nourrissent de détritus et de micro-organismes et dont la croissance, effectuée dans les sédiments et la vase, peut durer plus de 5 ans chez certaines espèces. Ces larves subissent une véritable métamorphose, avec apparition des yeux, des nageoires et de

la ventouse, à l'issue de laquelle elles quittent leur habitat enterré et nagent à la recherche d'un hôte ou d'une proie pour se fixer.

Selon Renaud (2011), il existe trois familles de lamproies au sein de l'ordre des Pétromyzontiformes, dont la plus importante, celle des **Petromyzontidae** Linnaeus, 1758, se limite à l'hémisphère nord (35 espèces). Les deux autres familles, celle des **Geotriidae** (1 espèce) et celle des **Mordaciidae** (3 espèces), se rencontrent dans l'hémisphère sud. Dulçaquicoles ou amphihalines, les lamproies sont ainsi cosmopolites, mais n'ont aucun représentant dans la zone comprise entre les latitudes de 30° N et 30° S.

Deux espèces sont représentatives des lamproies en Europe occidentale : *Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758 et *Lampetra fluviatilis*Linnaeus, 1758. Toutes deux appartiennent à la sous-famille des **Petromyzontinae**. *Petromyzon marinus* peut atteindre une longueur de 1 m et présente un grand nombre de dents disposées uniformément (figure 238). *Lampetra fluviatilis* atteint, au plus, une longueur de 0,5 m et possède une bouche dotée de six paires de dents latérales et de dents disposées en lames antérieure et postérieure (figure 239). Toutes deux sont amphihalines, mais comportent aussi des formes dulçaquicoles effectuant leur croissance post-larvaire dans des lacs.

La pathologie engendrée par les lamproies se traduit par des lésions tégumentaires profondes, voire une débilitation, mais reste le plus souvent, individuelle. Toutefois, à la suite de l'expansion de leurs populations dans les Grands Lacs nord-américains après le creusement de canaux les reliant à l'océan Atlantique, l'impact des lamproies *P. marinus* sur les populations piscicoles d'intérêt, notamment celles de salmonidés, s'est révélé très lourd. Il en est résulté des campagnes fondées sur la destruction chimique des larves à l'échelon local ou régional et sur l'installation de pièges et de barrières électriques destinés à contrer la remontée des adultes, mesures qui ont également affecté les espèces de lamproies autochtones.

Chapitre 4

L’infection parasitaire

⏩ Aspects cliniques et anatomo-pathologiques des infections et infestations parasitaires : les signes des parasitoses

À la suite du panorama étiologique des parasitoses, vient leur expression chez le poisson atteint. Comme celle des autres étiologies morbides, l’expression des parasitoses se traduit par une atteinte circonscrite ou généralisée des tissus ou systèmes anatomiques et fonctionnels de l’hôte. En outre, cette atteinte s’accompagne ou non d’altération de certains des comportements relationnel, trophique, respiratoire, reproducteur et de l’aspect général des sujets atteints. Chez l’hôte, les parasites se trouvent dans trois sortes de situations. Ils sont : soit libres sur la surface corporelle ou dans un organe communiquant avec l’extérieur (par exemple le tube digestif) ; soit partiellement implantés de même ; soit hébergés dans des tissus clos ou dans des cellules (par exemple les microsporidies). La présence parasitaire engendre, de la part de l’hôte, des réactions plus ou moins intenses d’inflammation humorale et/ou cellulaire, cette dernière aboutissant souvent à la formation de granulomes et/ou de kystes. Les kystes peuvent aussi résulter de l’activité du parasite lui-même. De l’inflammation aiguë, ainsi que de l’action mécanique ou enzymatique du parasite, proviennent des destructions tissulaires (histolyse). Le niveau de la mortalité, toujours très dépendant de facteurs de risque, demeure sous-jacent dans la présentation des tableaux cliniques et anatomo-pathologiques qui va suivre.

La présence de parasites au sein de lésions, directement appréhendée à l'œil nu ou après examen microscopique extemporané ou histologique, établit en toute certitude l'étiologie parasitaire des signes observés. Les signes des parasitoses pouvant être classés et hiérarchisés sur la base de leurs traits dominants et de leur accessibilité à l'examen du praticien, les principales parasitoses seront successivement présentées en considérant les signes comportementaux, fonctionnels, anatomo-pathologiques, puis les affections qu'elles engendrent. Plus difficiles à classer, les organismes d'un même taxon parasitaire susceptibles d'avoir des localisations et des effets différents sur leurs hôtes seront regroupés à la fin, en fonction des tableaux cliniques et lésionnels qu'ils offrent au praticien.

Signes comportementaux

Les signes comportementaux affectent les comportements relationnel, trophique et respiratoire.

L'altération du comportement relationnel touche la réactivité, ainsi que la vitalité. Le prurit qui se manifeste par des frottements brusques sur les surfaces disponibles, mimant une certaine excitation, accompagne des affections tégumentaires dues, par exemple, à des flagellés (*Ichthyobodo* spp), des ciliés (*Ichthyophthirius multifiliis*), des monogènes (*Gyrodactylus* spp) et des crustacés, branchioures, copépodes (caligidés) et isopodes (cymothoïdés). À l'opposé, une certaine apathie va de pair avec la phase terminale des parasitoses précédentes et, de même, lors d'infection/infestation d'intensité massive par les ichthyoparasites en général. Elle se manifeste aussi au cours de l'évolution des branchites parasitaires, des affections oculaires (diplostomoses), digestives (eimériorinoses, cestodoses) ou sanguines (spironucléose systémique, cryptobiose, trypanosomose, tétracapsuloïdose à *Tetracapsuloides bryosalmonae*), et des helminthoses larvaires de la cavité abdominale, comme la ligulose.

L'altération du comportement trophique se manifeste par l'inappétence**,** éventuellement suivie, à délai plus ou moins long, d'anorexie**.** Elle accompagne particulièrement les parasitoses induisant une irritation locale

ou générale (microparasites flagellés et/ou ciliés, monogènes, copépodes, isopodes, amphipodes).

L'altération du comportement respiratoire s'exprime par le pipage qui accompagne les atteintes branchiales par les crustacés, les microparasites et les parasitoses anémiantes (tétracapsuloïdose).

Signes fonctionnels

Les parasitoses induisent, chez les sujets atteints, des perturbations des fonctions relationnelles, nutritionnelles et reproductrices.

L'altération des fonctions de relation concerne surtout la locomotion, les équilibres statique et moteur, ainsi que la vision. Parmi les troubles locomoteurs, le plus caractéristique est la nage en rotation rapide dans un plan horizontal appelée « tournis », rencontrée lors de myxosporidioses comme celle due à *Myxobolus cerebralis* chez les alevins de salmonidés. Des troubles locomoteurs, associés à une incurvation corporelle, sont souvent le signe de la présence, dans l'encéphale et la moelle épinière, de microsporidies (de Kinkelin, 1980) ou de myxosporidies (Longshaw *et al.*, 2003). Une alternance de prostration, avec perte d'équilibre statique, et d'excitation, ainsi qu'un mélanisme peuvent aussi être associés à ces parasitoses. La difficulté du maintien de la posture statique et de l'orientation natatoire s'observe lors d'atteinte de la vessie gazeuse par *Sphaerospora renicola* chez la carpe ou lors de parasitisme abdominal par la ligule chez l'ablette,*Alburnus alburnus*, par exemple. De telles perturbations peuvent aussi être induites, chez les espadons, par l'infestation du système latéral par le copépode *Philichthys xiphiae*. Autre exemple, la vision peut se trouver affectée par les infestations des yeux par des métacercaires de diplostomidés.

L'altération des fonctions nutritionnelles concerne le transit digestif, l'assimilation des aliments, les échanges gazeux au niveau branchial, le transport de l'oxygène dans le sang, le maintien de l'équilibre hydrominéral. Particulièrement importantes, sinon vitales au plan sanitaire, sont les 3 dernières altérations citées du fait de l'implication du couple branchio-rénal dans ces fonctions.

Au niveau branchial, l'irritation et les nécroses tissulaires engendrées par les parasites entraînent une gêne, voire une détresse respiratoire, se répercutant sur toute la physiologie du poisson. L'hypoxie qui en résulte peut se trouver aggravée par des états anémiques engendrés par la spoliation sanguine, le ralentissement ou l'arrêt de l'hématopoïèse. La spoliation peut être le fait de parasites hématophages, comme les cymothoïdés (Guillaume *et al.*, 1985) ou d'hémoparasites, comme des *Cryptobia*. L'hématopoïèse peut se trouver compromise par la disparition des cellules hématopoïétiques du pronéphros ou de celles des tubules urinaires qui secrètent l'hématopoïétine. Ces troubles surviennent, par exemple, dans la tétracapsuloïdose à *T. bryosalmonae* ou la cryptobiose à *Cryptobia salmositica*. Le dysfonctionnement de l'équilibre hydrominéral survient quand les néphrons sont atteints (tétracapsuloïdose, hoferellose), quand les échanges ioniques branchiaux sont perturbés (branchites parasitaires) ou quand l'imperméabilité tégumentaire diminue du fait des lésions épithéliales accompagnant les dermatoses parasitaires. En eau douce, il en résulte une hémodilution qui contribue aux effets nocifs de l'anémie avec des œdèmes et du liquide d'ascite. En milieu marin, il se produit une hémoconcentration.

La reproduction est perturbée ou arrêtée lors d'atteinte des gonades (castration parasitaire) ou des ovocytes ou encore, ultérieurement, des œufs (*Polypodium hydriforme* chez les acipenséridés ou *Ichthyodinium chabelardi* chez la sardine).

Signes anatomo-pathologiques communs aux infections parasitaires

L'altération de l'état général

L'altération de l'état général concerne les proportions, la forme, la livrée et la présence d'organismes étrangers, comme les macroparasites (crustacés, sangsues).

L’amaigrissement témoigne de la durée et/ou de l’intensité de l’atteinte parasitaire qui ont engendré l’anorexie, l’altération de certaines fonctions trophiques et des fonctions digestives, conduisant à la spoliation alimentaire (lernéocérose, figure 240 ; coccidiose, figure 241). La maigreur peut aussi coexister avec une certaine amplitude abdominale, reflétant la présence de larves d’helminthes aux effets spoliateurs et mécaniques par gène du transit digestif (ligulose, figure 242). Les parasitoses peuvent également se manifester par l’augmentation du volume corporel. C’est le cas des états hydropiques. L’hydropisie, qui traduit la présence d’un liquide d’ascite, résulte généralement de l’atteinte du système circulatoire et/ou des organes impliqués dans le maintien de l’équilibre osmotique (tétracapsuloïdose, figure 243 ; gyrodactylose, figures 244 et 245). L’hydropisie survient souvent dans un contexte œdémateux, voire hémorragique, comme celui offert par l’expression systémique de la tétracapsuloïdose ou de la cryptobiose à *Ceratomyxa salmositica*.



Figure 240. *Merluccius merluccius* colin, lernaeocérose.

Amaigrissement consécutif à l’action spoliatrice et à la gêne respiratoire engendrées par *Lernaeocera* (Pennellidae) : ce signe est commun à de nombreuses parasitoses branchiales ou non. Cliché A. Raibaut.

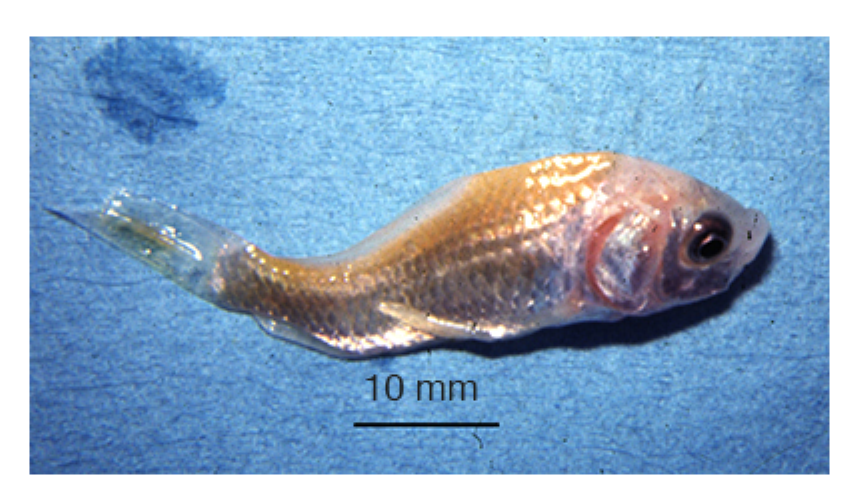


Figure 241. ***Carassius auratus*** **carassin, coccidiose à** ***Goussia carpelli*** **(Barrouxiidae) chez un jeune sujet.**

Noter l'émaciation due à la forte intensité de l'infection par l'eimériorine. Cliché M.L. Kent et R.P. Hedrick, 1985.

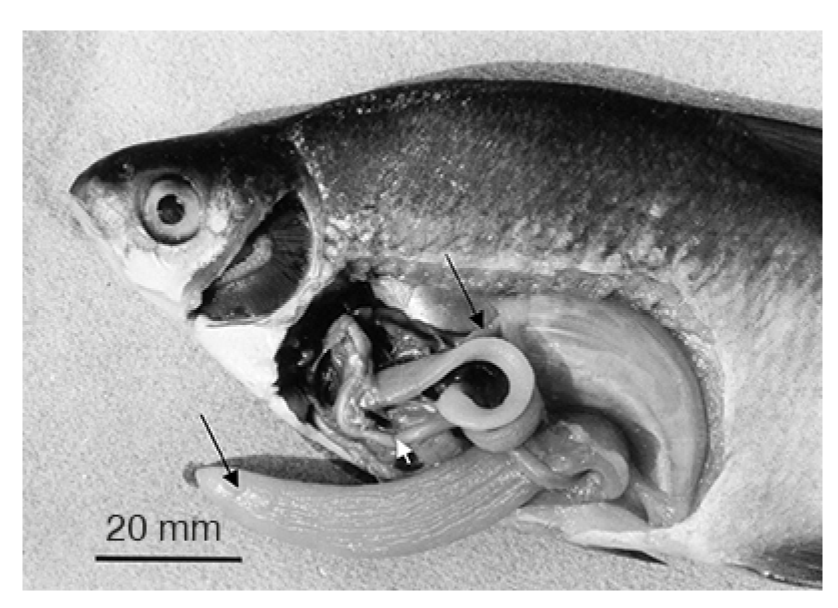


Figure 242. ***Abramis brama*** **brême, ligulose.**

Noter le volume important des parasites dans la cavité abdominale du poisson. Cliché M. Dorson.

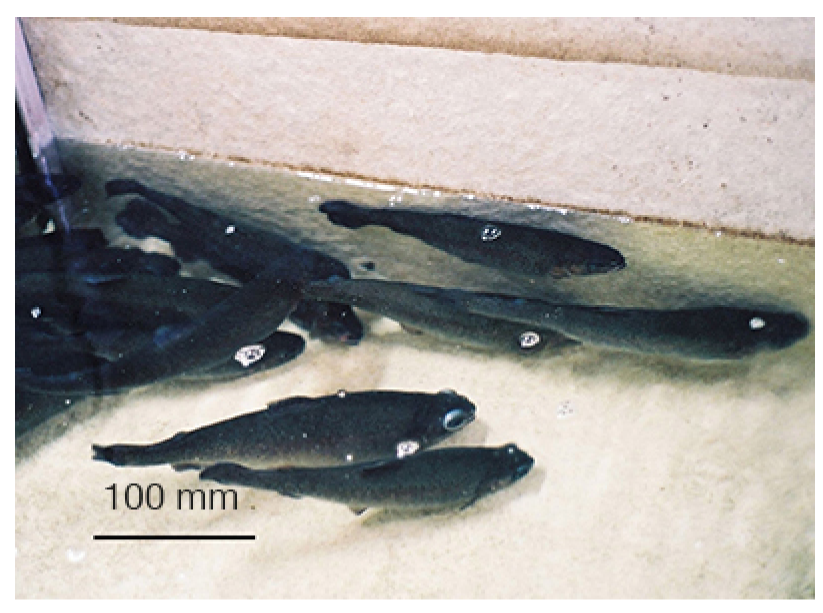


Figure 243. ***Oncorhynchus mykiss*** **truites arc-en-ciel présentant les signes de parasitose systémique.**

Coloration foncée, ballonnement abdominal traduisant une hydropisie, exophtalmie, asthénie qui provoque le rassemblement des animaux à la grille de sortie. Il s'agit ici de la tétracapsuloïdose à *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Saccosporidae). Les mêmes signes se retrouvent, par exemple, dans des cryptobioses, des spironucléoses, la cératomyxose à *Ceratomyxa shasta* et dans de

nombreuses maladies parasitaires branchio-tégumentaires, en ce qui concerne l'asthénie et le mélanisme.

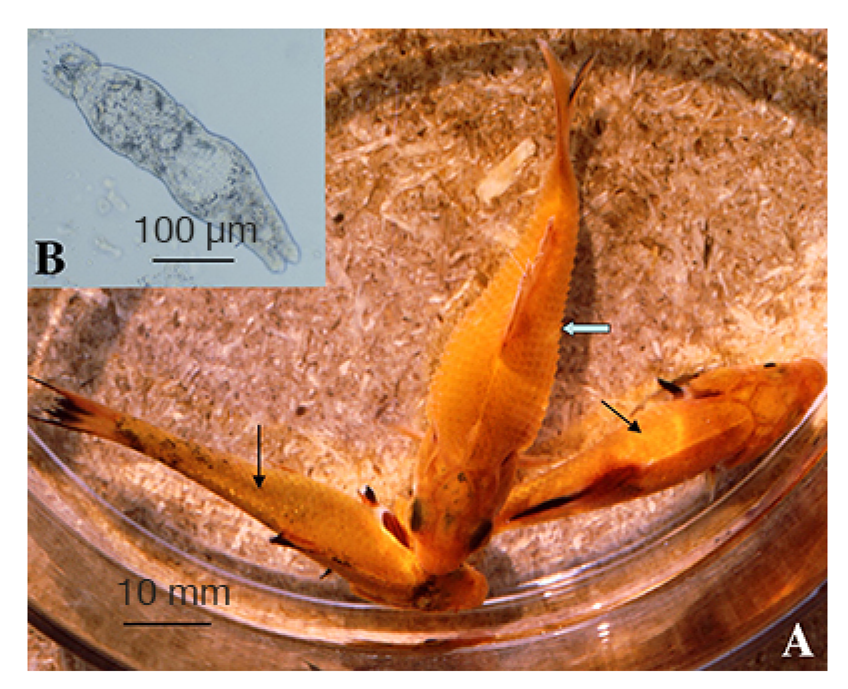


Figure 244. *Carassius auratus* carassin, gyrodactylose.

A. Spécimens montrant un hérissement des écailles (flèche blanche) et un amaigrissement (flèches noires), ainsi qu'une congestion à la base de la nageoire dorsale du sujet central. B. Photomicrographie d'un *Gyrodactylus* sp. (Gyrodactylidae).

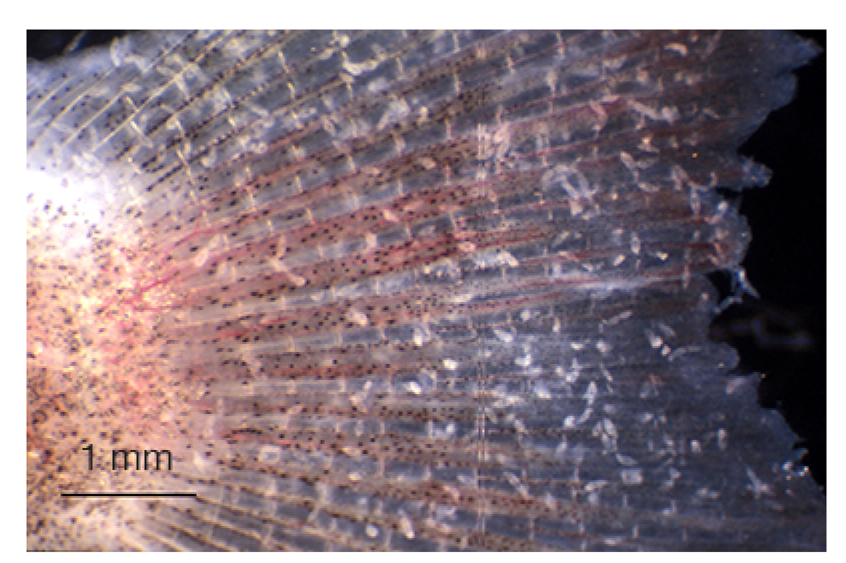


Figure 245. *Salmo trutta* truite commune, gyrodactylose à *Gyrodactylus derjavini* (Gyrodactylidae).

La nageoire caudale montre l'intensité élevée de l'infection. Cliché G. Blanc.

Des malformations céphaliques (dépression frontale, brachygnathie) et vertébrales (scoliose, lordose, zones d'étranglement), chez des salmonidés pré-adultes ou adultes, en même temps que le tournis chez les alevins, traduisent des lésions du squelette dues, entre autres, à *Myxoblus cerebralis* (voir Myxosporidies). L'incurvation du corps est, parfois aussi, liée à l'infection des ventricules cérébraux par un autre myxobolidé, tel *M. buri* chez la sériole *Seriola quinqueradiata* (Egusa, 1985). Des tuméfactions céphaliques s'observent lors de l'implantation sous-jacente, dans le plafond de la cavité buccale, d'un copépode pennellidé qui perfore l'ossature crânienne (lernéolophose, figure 246). D'autres tuméfactions, observables sur le corps, peuvent traduire la présence de vastes kystes de myxobolidés (on parlait, dans le passé, de maladie « des bosses »). De même, d'autres tuméfactions, denses à la palpation, peuvent aussi ressortir des flancs, en raison de viscéromégalies induites par des parasitoses comme la cératomyxose à *Ceratomyxa shasta* et la tétracapsuloïdose, chez les salmonidés, ou l'hoferellose à *Hoferellus carassii* chez le carassin. Des protubérances latérales traduisent parfois la présence de copépodes dans le système latéral.

L'altération de la pigmentation et de la livrée de l'animal accompagne, ou non, celle de la silhouette. L'anomalie de couleur peut provenir, soit de l'activité des chromatophores, soit de sécrétions ou d'érosions tégumentaires. Concernant les chromatophores, chez les salmonidés, c'est le mélanisme qui est la réponse principale et le poisson prend une couleur noire. Cette réponse accompagne souvent les infections systémiques [cryptobiose, tétracapsuloïdose (figure 243)], les parasitoses branchiales (ichthyophthiriose), oculaires (diplostomose, voir Affections des organes des sens), c'est-à-dire des situations d'inconfort marqué pour l'animal. Cependant, le mélanisme peut être seulement localisé : sur le pédoncule caudal des alevins de salmonidés, il traduit la myxobolose à *M. cerebralis* ; quand il est ponctiforme et disséminé dans les téguments et la musculature sous-jacente, il est dû à l'infestation par des métacercaires enkystées de diplostomidés (figure 247). À l'opposé, la réponse des chromatophores peut engendrer des plaques dépigmentées se manifestant au cours de parasitoses induisant une gêne respiratoire, par exemple l'ichthyophthiriose et l'ichthyobodose branchiales. Une dépigmentation peut aussi accompagner l'implantation tégumentaire d'un transversotrématidé adulte ou larvaire

(Giannetto *et al.*, 2000). La couleur corporelle gris-bleuté, légèrement en relief, et ressortant bien dans l'eau et/ou sous éclairage oblique, est fréquente dans les ectoparasitoses et traduit, en général, une hypersécrétion de mucus (figure 248, ichthyobodose chez une carpe), mais une décoloration peut également survenir par érosion épidermique dans les cas extrêmes des mêmes infections (figure 249, ichthyobodose chez une truite arc-en-ciel).

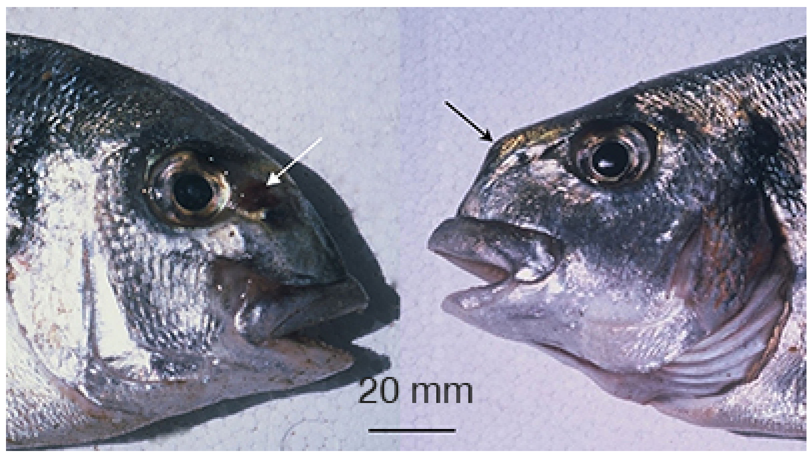


Figure 246. *Sparus aurata* daurade royale, lernaélophose.

Signes tégumentaires de l'implantation de *Lernaeolophus sultanus* (Pennellidae) dans le plafond de la cavité buccale. À gauche, processus nécro-hémorragique de la région oculaire droite engendré par les ancres de fixation du copépode (flèche blanche) ; à droite, tuméfaction frontale (flèche noire) (voir fig. 300). Cliché A. Raibaut.

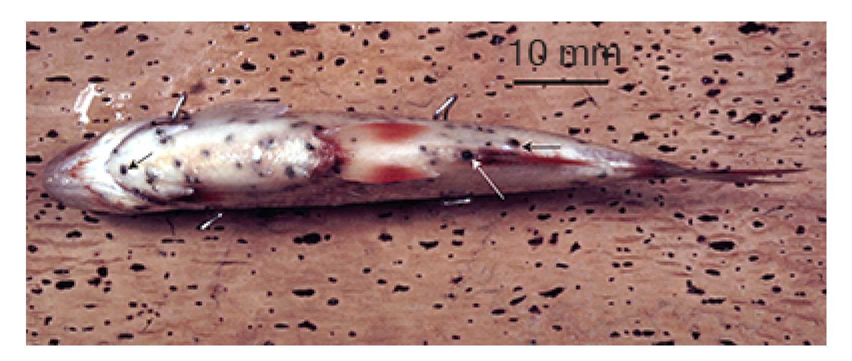


Figure 247. *Rutilus rutilus* gardon, diplostomose.

Mélanisme ponctiforme dû aux mélanokystes renfermant des métacercaires de crassiphialiné (*black grub*).

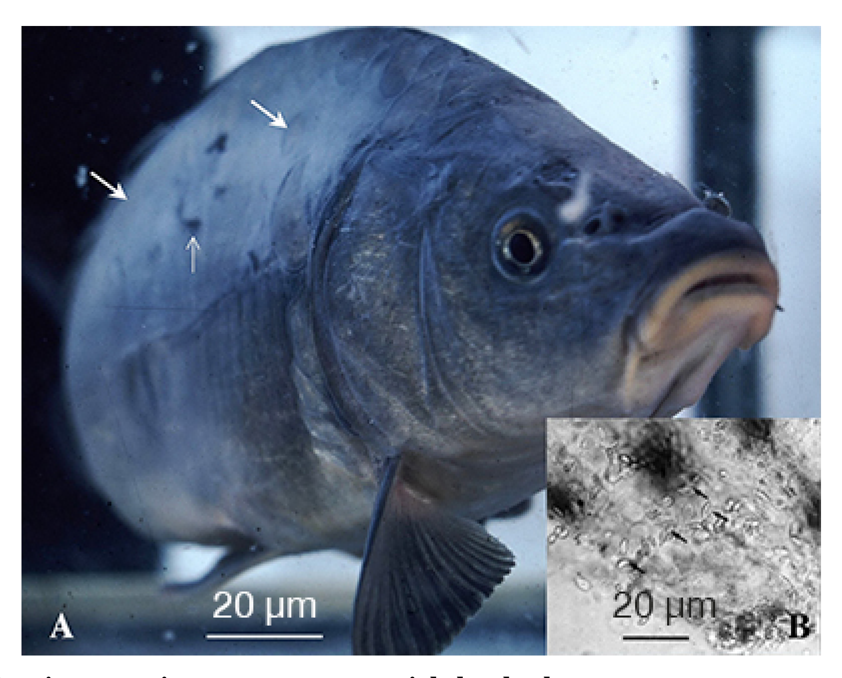


Figure 248. ***Cyprinus carpio*** **carpe commune, ichthyobodose.**

A. Noter l’aspect gris-bleuté de la peau (flèches blanches) dû à l’abondance du mucus engendré par la présence parasitaire et la couleur foncée d’une plage où le mucus a été prélevé par grattage aux fins d’examen microscopique (flèche fine). B. Photomicrographie d’une préparation à l’état frais de la surface cutanée montrant les microparasites (flèches).

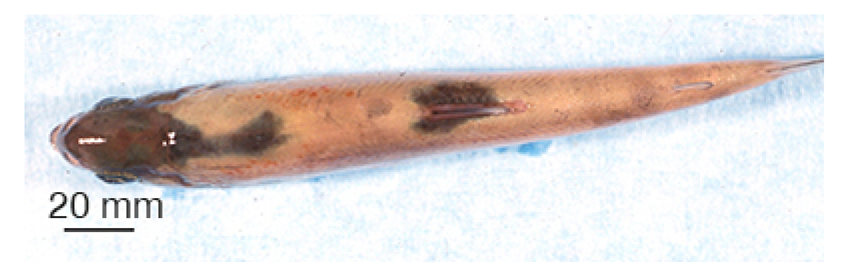


Figure 249. ***Oncorhynchus mykiss*** **truite arc-en-ciel, ichthyobodose avancée à** ***Ichthyobodo necator*** **(Bodonidae) ayant conduit à l’exfoliation de l’épiderme.**

Néoformations associées à l’infestation parasitaire

Au niveau tissulaire, les parasites engendrent, selon leur nature, soit la formation de plasmodes, kystes, granulomes, soit des hyperplasies et hypertrophies (cytomégalies et/ou viscéromégalies), soit de l’histolyse.

Plasmodes

Les plasmodes sont des formations histozoïques ou cœlozoïques représentant la phase de reproduction asexuée des microsporidies et des myxozoaires. Chez certains taxons parasitaires, ils sont invasifs et progressent de manière diffuse dans les tissus de l'hôte, qui se trouvent ainsi remplacés par du matériel parasitaire, comme dans l'hétérosporose (figure 250). Chez d'autres taxons, les éléments contenus dans les plasmodes sécrètent des substances histolytiques qui détruisent les tissus infectés, comme dans certaines kudoaoses myolytiques (*Kudea thyrsites*, figure 251) ou dans la myxobolose à *M. cerebralis* qui est chondrolytique (voir Myxosporidies ➪). Par ailleurs, les plasmodes peuvent aboutir à la formation de kystes.

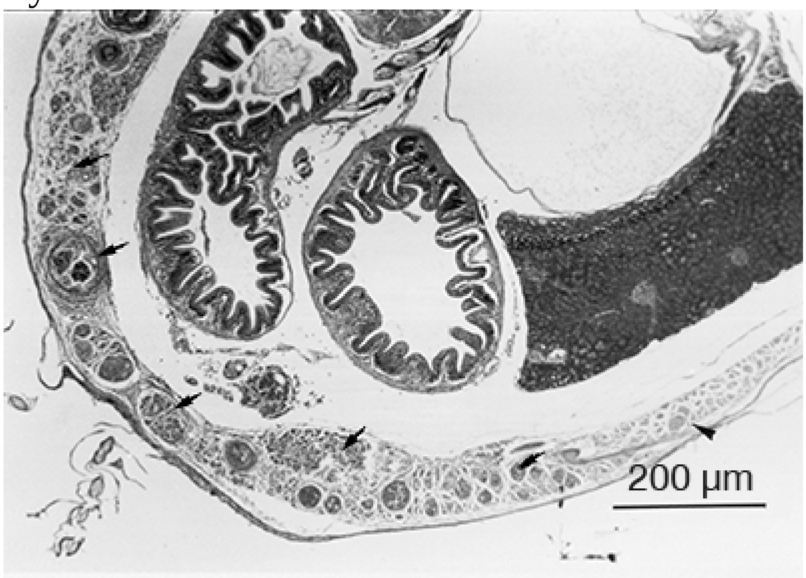


Figure 250. *Pterophyllum scalare* scalaire, microsporidiose à *Heterosporis finki*.

Photomicrographie d'une coupe histologique transversale au niveau de la partie moyenne de l'abdomen : la musculature de la région inférieure de la paroi abdominale est remplacée par du matériel parasitaire (flèches), tandis que la partie supérieure est encore normale (pointe de flèche).

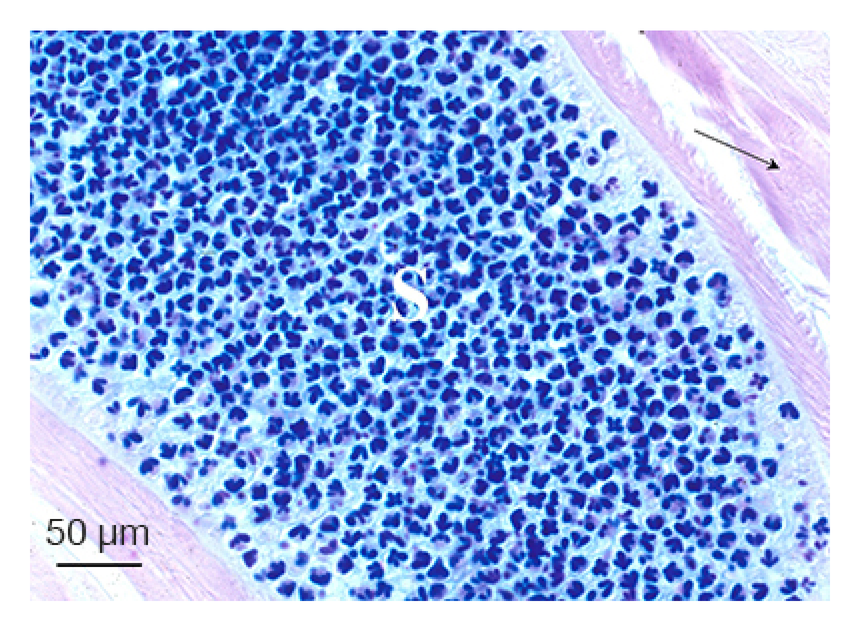


Figure 251. ***Citharichthys sordidus*** **sand dab, kudoaose.**

Photomicrographie d'une coupe histologique de muscle contaminé : les myxospores (S) de *Kudoa* spp (Kudoidae) envahissent la musculature et se substituent aux myoblastes, provoquant la liquéfaction de la chair des poissons infectés, source de pertes économiques ; la flèche indique le tissu musculaire encore normal.

Kystes

Les kystes, issus du parasite lui-même ou de la réaction de l'hôte, et souvent des deux, sont le signe de nombreuses parasitoses et se localisent différemment dans le corps du poisson selon les organismes en cause (voir tableau 20). En général bénigne pour le poisson sur le plan sanitaire, la manifestation kystique a un rôle dépréciateur évident sur le produit qui perd sa valeur commerciale, sans préjudice du risque potentiel de zoonose engendré par certains agents (annexe 1). Les kystes sont parfois microscopiques (certaines microsporidioses, myxosporoses et spironucléoses), mais le plus souvent macroscopiques, de forme (sphérique, ovoïde, oblongue ou à contours irréguliers, granulomateuse) et de couleur (translucide, blanc, blanchâtre, jaune, jaunâtre, noir) variables, et décelables à l'inspection quand ils sont tégumentaires ou branchiaux. En revanche, il est plus difficile de dépister les kystes localisés dans la profondeur des masses musculaires lors d'infestation de faibleintensité (anisakinés, diphyllobothriidés, métacercaires).

Les kystes à paroi relativement épaisse résultent de la réaction de l'hôte, bien marquée vis-à-vis de quelques cinétoplastides, comme *Cryptobia iubilans*, et de larves d'helminthes : digènes (clinostomidés, diplostomidés), cestodes (diphyllobothriidés, triénophoridés), nématodes (anisakinés, dioctophymatidés). L'enkystement des métacercaires dans les tissus superficiels, souvent associé à des mélanophores, attire l'attention par l'aspect « moucheté » qu'il donne au poisson, ce qui conduit à son exclusion des opérations d'empoissonnement et du circuit de la consommation (figure 247, mélanose traduisant la diplostomose chez un gardon). Les kystes de certaines microsporidies (*Glugea* spp, *Loma* spp) reflètent la cytomégalie (figure 252, glugéose) de la cellule infectée (xénome), éventuellement entourée d'une fine enveloppe conjonctive. Le développement de nombreuses myxosporidies aboutit à des kystes dont les plus fréquents sont dus à certains myxobolidés comme *Myxobolus* spp, *Henneguya* spp et *Thelohanellus* spp (figure 253, thélohanellose).



Figure 252. *Gasterosteus aculeatus* épinoche, glugéose à *Glugea elegans* (Glugeidae).

Les xénomes apparaissent sous la forme de tuméfactions tégumentaires sphériques blanchâtres. Cliché M. Dorson.

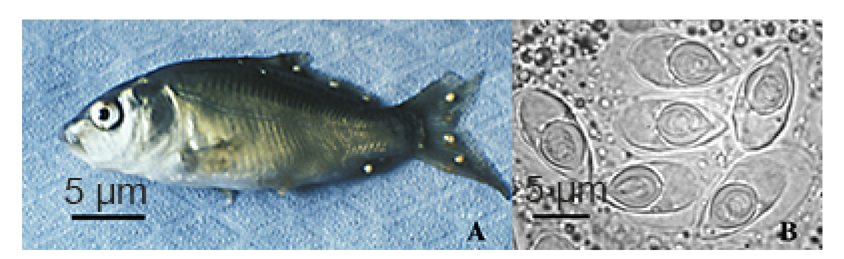


Figure 253. *Cyprinus carpio* carpe commune, thélohanellose (Myxobolidae).

A. Kystes tégumentaires. B. Photomicrographie d'une préparation à l'état frais de spores de *Thelohanellus* spp contenues dans un kyste.

Granulomes

Les granulomes sont des formations cellulaires qui emprisonnent et détruisent, à terme, les éléments étrangers rencontrés dans l'organisme. Ainsi, lorsqu'un ou plusieurs parasites se trouvent bloqués, du fait de leur taille, dans un capillaire sanguin, un granulome peut se constituer. De forme généralement sphérique, entouré d'une couche de tissu conjonctif souvent fibreux, le granulome peut être microscopique (réponse à des œufs d'helminthes) ou macroscopique, et passer du premier état au second. Les granulomes peuvent se rencontrer dans tous les tissus du poisson, mais c'est dans les viscères comme le foie, les reins, la rate, la paroi intestinale et aussi dans la musculature squelettique, tous riches en capillaires sanguins, qu'on en observe le plus. La réponse granulomateuse accompagne, par exemple, les infestations par certains apicomplexes, comme *Haemogregarina* spp (figure 254) ou *Eimeria* spp, par certains flagellés, tel *Spironucleus* spp (voir Les affections du système digestif), ou par des digènes sanguinicolidés (voir Les affections du système excréteur).



Figure 254. ***Scophthalmusmaximus (Psetta maxima)*** **turbot.**

Sujet présentant des granulomes tégumentaires attribués à une infection par une hémogrégarine. Cliché F. Baudin-Laurencin.

Hyperplasies et hypertrophies

L’hyperplasie épithéliale est un stade lésionnel quasi-incontournable des parasitoses branchiales se terminant souvent par le comblement des espaces interlamellaires, sans préjudice des lésions qui peuvent s’y ajouter. Dans les infections intracellulaires comme les microsporidioses, l’hypertrophie résulte de l’accumulation de cellules devenues cytomégaliques.

La plupart des réactions tissulaires précédentes conduisent à des augmentations de volume des organes (organomégalie) auxquelles contribuent la multiplication et l’afflux de leucocytes de l’hôte. Quelques exemples :

- les néphromégalie et splénomégalie marquées, dues, l’une et l’autre, à une prolifération lymphocytaire dans un contexte anémique avec décoloration branchiale, difficultés respiratoires, œdèmes et hydropisie, ont valu à la malacosporidiose à *Tetracapsuloides bryosalmonae* des salmonidés, l’appellation fameuse de *proliferative kidney disease* ou PKD (Hedrick *et al.*, 1993) (figure 243 et voir Les affections du système excréteur) ;
- les néphromégalie et splénomégalie associées à une réponse leucocytaire proliférative dans la *lamina propria* se rencontrent aussi dans la nucléosporose à *Nucleospora salmonis*, infection des cellules lymphoïdes des salmonidés (voir Les affections du système circulatoire) ;
- dans un cadre septicémique avec ascite, une splénomégalie est présente dans la cryptobiose à *Cryptobia salmositica*, qui sévit dans certaines zones du continent nord-américain (Woo, 1987) ;
- une néphromégalie, engendrée par la multiplication des cellules des tubules urinaires chez les cyprinidés, signe une myxosporidiose à *Hoferellus carassii* Akhmerov, 1960 ;
- de telles lésions se rencontrent, également, dans la spraguéaose à *Spraguea lophii*, une microsporidiose des ganglions nerveux de la lotte et d’autres lophiidés, du fait de la prolifération des cellules gliales hypertrophiées (voir Les affections du système nerveux central).

Histolyse : Myolyse, Chondrolyse

L’histolyse s’observe, entre autres, chez les microsporidies : le genre *Heterosporis* comporte des représentants détruisant les masses musculaires, comme nous avons pu l’observer au cours d’infections létales du scalaire par *H. finki,* dont les spores remplaçaient complètement la musculature en remplissant tous les myoblastes (voir Les affections de la musculature squelettique) (Michel *et al.*, 1989).

La chondrolyse est un autre aspect de l’histolyse chez le poisson parasité. Elle se rencontre par exemple : dans la myxobolose à *M. cerebralis,* quand le parasite se multiplie dans le tissu cartilagineux crânien et vertébral (figures 255 et 256) qui cède, provoquant des compressions nerveuses qui aboutissent au tournis ; lors de l’infection des vertèbres par les métacercaires d’un hétérophyidé du genre *Apophallus*, en association, peut-être, avec un contexte de pollution anthropique, ce qui se traduit par des déformations des vertèbres et, parfois de la colonne vertébrale (Kent *et al.*, 2004) ; dans la colonisation buccale par l’isopode *Ceratothoa oestroides* (Romestand et Trilles, 1977b). La chondrolyse peut aussi être associée à des processus de prolifération du cartilage, ce qui en modifie la forme et, surtout chez les jeunes sujets, entraîne des pertes, soit par mortalité, soit par retard de croissance (Mitchell, 2005).

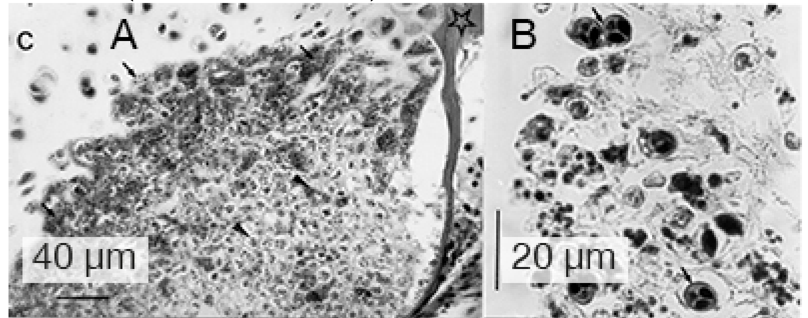


Figure 255. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, myxobolose à *Myxobolus cerebralis*.

Photomicrographies d’une coupe du crâne, au voisinage de l’oreille interne, d’un alevin cliniquement atteint. A. Le cartilage crânien (C) est en voie de destruction sous l’effet des jeunes trophozoïtes (flèches) et se trouve remplacé par la masse des autres trophozoïtes (pointes de flèches), séparés par des cloisons formées autour d’eux ; l’os est indiqué par une étoile. B. Dans une autre zone de la coupe, l’évolution est plus avancée révélant les spores (flèches).

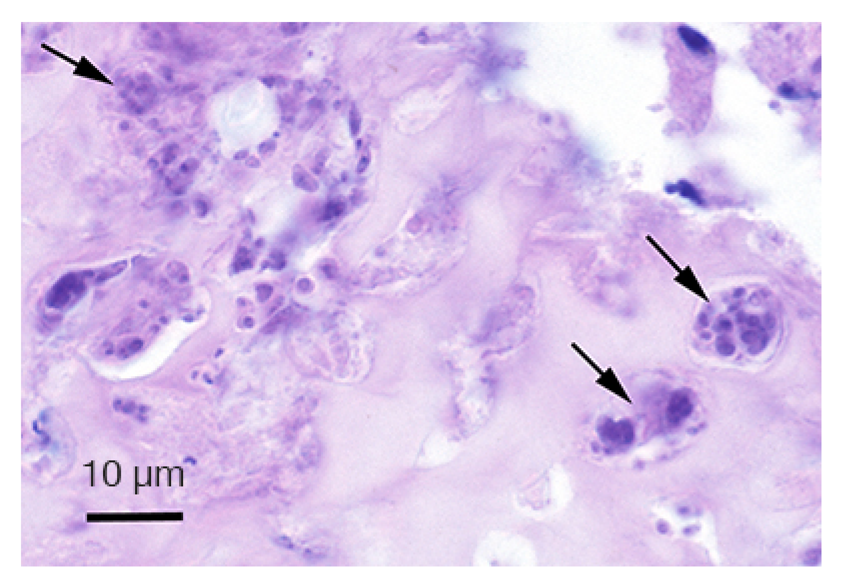


Figure 256. ***O. mykiss*** **truite arc-en-ciel, myxobolose à** ***M. cerebralis.***

Photomicrographie d'une coupe histologique de cartilage montrant le détail des trophozoïtes (flèches) attaquant le cartilage.

Les tableaux cliniques et anatomo-pathologiques des parasitoses

Lors d'examens nécropsiques de poissons, il est fréquent de rencontrer, localisés en des points variables du corps, des éléments parasitaires uniques ou multiples parvenus à l'un ou l'autre de leurs stades de développement. En effet, les cycles biologiques de nombreux parasites, chez les poissons, hôtes définitifs, intermédiaires ou paraténiques, peuvent être complexes et associés à des migrations dans différentes parties du corps. Ces migrations ne sont pas toujours cause de troubles graves, ces derniers n'apparaissant, le plus souvent, que lorsque les facteurs de risque s'accumulent, à l'issue de ces déplacements internes. Il est donc important, pour le praticien, de connaître l'existence de ces processus migratoires, ainsi que les divers stades parasitaires susceptibles d'être présents. Ces remarques sont particulièrement vraies lors d'étude de poissons prélevés dans le milieu naturel.

Dans le tableau 20, nous avons tenté de présenter les parasites qui dominent la clinique en fonction des grands systèmes constitutifs des poissons

Tableau 20. Localisations parasitaires dans l’organisme des téléostéens.

Taxons		**Figures**	**Milieu**	**Téguments : dermatoses**	**Sphère banchiale : branchites**	**M e s**
Amibes			D M S	X	X	
	Neoparamoeba perurans	1	M		la	
Microsporidies (tableau 3)			D M S	X	X	X
Pleistophoridae			D M S			
	Heterosporis		D			X
	Ovipleistophora		D			
	Pleistophora		D M S			X
Glugeidae			D M S	X		X
	Glugea		D M S	X	X	X
Clade Loma		7	D M S		br vx	
Spragueidae			M			
	Spraguea		M			
Tetramicridae			D M S		br	X
Groupe Microsporidium			D M S	X	br	X
Enterocytozoonidae			D M S			
	Nucleospora	8	D M S			
Ciliés			D M S	X	X	X
Phyllopharyngea			D M S			
Cyrtophoria	*Chilodonella*	11 + 12	D S	X	la	
	Brooklynella	13	M S		la	
Suctoria	*Capriniana*	14 + 15	D		la	
	Dendrosoma	16	D	X		
	Erastophrya	17	D	X		
	Tokophrya	18	D	X		
Prostomatea			D M S			
	Cryptocaryon	19 + 20	M S	X		
	Coleps	21	D	X		
Listomatea	*Didinium*	22	D	X		
	Balantidium	23	D			
Oligohymenophorea			D M S			
Peniculia	*Frontonia*	24	D	X		
Hymenostomatia			D			
	Ichthyophthirius	25 à 27	D	X	la	
	Tetrahymena	28	D	X		
	Colpidium	29	D	X		
	Gl	30	D	X		

	Glaucoma	30	D	X		

A : adultes ; D : dulçaquicole ; M : marin ; m : rarement marin ; S : saumâtre ; L : larves.

an : sphère anale : ar : arcs branchiaux ; at : atrium cardiaque ; ca : canaux ; cps ; capsule ; cp ; cavité péritonéale ; ce : cerveau ; ch : choroïde ; cr : cristallin ; er : érythrocytes ; es : estomac ; gl n : ganglions nerveux ; hu : humeurs ; in : interstitium ; la : lames et lamelles branchiales ; le : leucocytes ; lu : lumière ; mg : méninges ; mes : mésentère : mep : moelle épinière ; ng : nageoires ; na : narines ; nph : néphron ; ne : nerfs ; oe : œsophage ; oef : œufs ; op : opercule ; orb : cavité orbitaire ; ori : oreille interne ; ov : ovaire ; pa : paroi ; prc : péricarde ; pe : péritoine ; pl : plasma ; re : rectum ; sc : sous-cutané ; te : testicules ; tu : tubules ; ur : uretères ; vx : vaisseaux sanguins ; ve : ventricule ; X : présence dans tous les secteurs de l’organe.

Les parasitoses à manifestations systémiques

Plusieurs parasitoses se manifestent régulièrement dans un contexte congestivo-hémorragique et œdémateux allant de pair avec une altération du comportement (inappétence, anorexie, pipage, nage anormale), une atteinte de l’état général (asthénie, prostration, mélanisme, hydropisie, exophtalmie, anémie, maigreur, érosions cutanées), une baisse des performances (baisse ou arrêt de croissance, intolérance aux manipulations et transports) et des lésions internes associant des signes d’atteintes générales, hypertrophies d’organes, ascite, œdèmes, à des foyers hémorragiques, granulomateux ou nécrotiques, ces derniers parfois à la limite de la visibilité à l’œil nu, voire microscopiques. De tels processus peuvent trouver leur origine dans des infections dues à des protistes, principalement des microsporidies (*Glugea* spp, *Ichthyosporidium* spp*)*, flagellés (*Spironucleus* spp, scuticociliés) et myxosporidies (*Thelohanellus hovorkai).*

Les affections des téguments : dermatoses parasitaires

Le tableau clinique habituel d’une dermatose parasitaire est une irritation tégumentaire souvent prurigineuse, pouvant évoluer vers une issue nécro-ulcéreuse. Elle concerne non seulement les téguments, mais aussi les organes des sens qui y sont intégrés, la musculature sous-jacente, les nageoires, et se prolonge vers la sphère branchiale. La dermatose parasitaire représente un tableau clinique fréquemment observé en ichthyopathologie.

Sa gravité vient à la fois des lésions délabrantes, assorties d'inflammation, et des perturbations dans le maintien de l'équilibre hydro-minéral qu'elle engendre.

Les signes constituent un ensemble comprenant :

- le prurit (mouvements sporadiques de frottement sur les supports disponibles, susceptible de provoquer des déchirures cutanées plus ou moins profondes) ;
- l'apparition de « points blancs » [spécifiques d'*Ichthyophthirius multifiliis* en eau douce (figures 257 et 258), de *Cryptocaryon irritans* en eau de mer] ;
- une modification de la couleur, gris-bleu du fait de l'hypersécrétion de mucus traduisant la présence de nombreux agents, seuls ou associés [protistes, myxosporidies, gyrodactyles (figure 245)] ;
- l'apparition d'une couleur rouille du fait de la couleur des parasites dans la piscinoodiniose ;
- l'exfoliation épidermique qui, dans les cas extrêmes, entraîne une décoloration liée à l'érosion épidermique [microsporidiose à *Desmozoon lepeophtherii* ; ichthyobodose (figures 248, 249 et 259), trichodinose (figure 260)] ;
- la congestion cutanée [hirudinose (figure 261), argulose (figure 262), trichodinose (figure 263)] ;
- la nécrose cutanée, suivie d'ulcération, dans un contexte congestif et hémorragique selon le stade évolutif et l'intensité de l'atteinte [myxosporidies, *Thelohanellus hovorkai* ; monogènes, *Gyrodactylus* spp ; métacercaires de digènes, *Bucephalus polymorphus* (figures 264-266) ; nématodes, *Philometra* (figure 267) ; copépodes, *Tracheliastes* (figure 268)] ;
- la blessure punctiforme suivie, parfois, d'ulcération, provoquée par des crustacés branchioures (*Argulus* spp), copépodes [*Lepeophtheirus salmonis* (figure 269), *Caligus* spp, *C. elongatus*, *Lernaea* spp (figure 270), *Ergasilus* spp, *Pennella* spp], malacostracés amphipodes [*Laphystius* spp (figure 226)] et isopodes [*Gnathia* spp, *Emetha audouini* (figure 271)] ;
- la blessure plus importante, elle aussi parfois suivie, surtout après le départ du parasite, d'ulcération engendrée par des isopodes

cymothoidés [*Nerocila* (figure 272) et *Anilocra* (figure 228)] ;

- l'apparition de nodules déformant la peau et pouvant évoluer en ulcère [microsporidies : *Glugea* spp, *Microsporidium* spp ; myxosporidies : *Thelohanellus* spp, *Henneguya* spp (figure 273), *Myxobolus* spp (figure 274)].

Fréquente, l'irritation superficielle induite peut se compliquer par pénétration sous l'épiderme (*I. multifiliis*, cercaires) ou par contournement du globe oculaire et cheminement le long du nerf optique (*I. multifiliis*, scuticociliés, cercaires). La rupture tégumentaire engendrée par les copépodes caligidés des genres *Caligus* et *Lepeophtheirus* (figure 269) se perçoit, à l'observation des poissons dans leur milieu, sous forme de plaques dorsales et céphaliques claires bien visibles sur les animaux qui se déplacent, et constitue un signe constant de ces infestations (figures 275 et 276).Quand la mort ne survient pas rapidement, on peut observer l'amaigrissement (figure 240), le retard de croissance, l'apparition d'œdèmes, de déformations corporelles saillantes et de hérissement des écailles (figure 244). Les lésions tégumentaires peuvent aussi être le fait de l'atteinte des organes et tissus en continuité avec la peau (bouche, branchies). Ainsi une réaction inflammatoire déformante de la tête peut-elle résulter de l'implantation de copépodes dans le plafond de la cavité buccale, comme par exemple *Lernaeolophussultanus* (figure 277). Des troubles respiratoires peuvent enfin coexister avec les atteintes cutanées car, souvent, divers parasites impliqués dans les dermatoses infectent également les branchies. Une décoloration en plaque, due à un dysfonctionnement des chromatophores, peut alors se manifester par suite de l'état d'hypoxie issu de la gêne respiratoire. Certains des parasites précédents peuvent se retrouver dans les sacs olfactifs, voire le système latéral (*Ichthyobodo* spp, scuticociliés), ainsi qu'à la surface oculaire (*Ichthyobodo*, gyrodactylidés) où ils poursuivent leur action irritative.

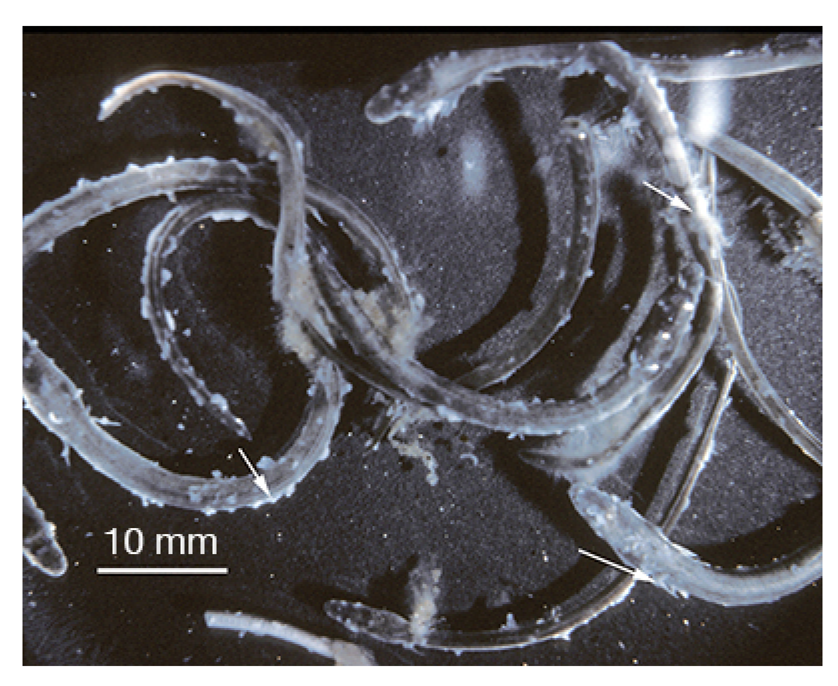


Figure 257. ***Anguilla anguilla*** **civelles d'anguille européenne, ichthyophthiriose.**

Les parasites sont directement observables (« points blancs », pointes de flèche) et l'intensité de l'infection engendre l'exfoliation de l'épiderme, associée à une importante sécrétion de mucus (flèches). Cliché P. Ghittino.

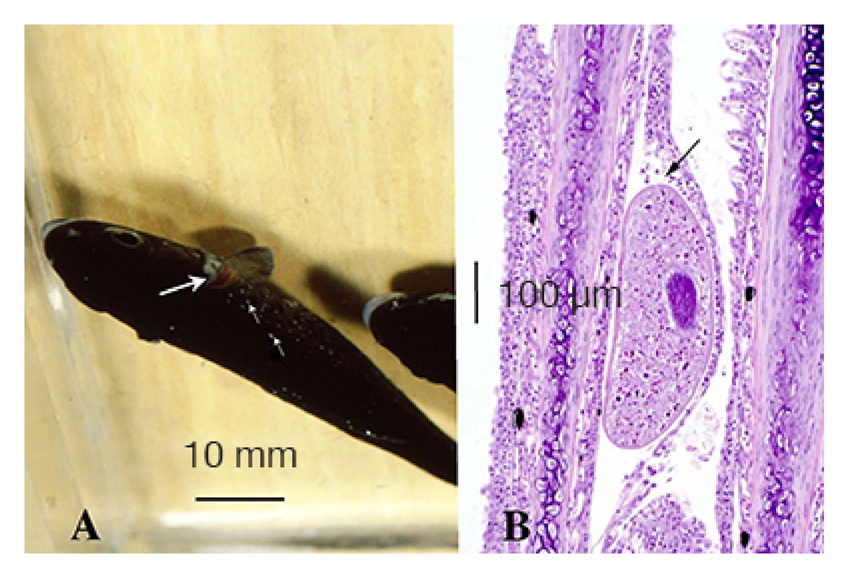


Figure 258. ***Oncorhynchus mykiss*** **truite arc-en-ciel, ichthyophthiriose.**

A. Nombreux trophontes (flèches fines) au voisinage de la sphère branchiale, branchies turgescentes soulevant l'opercule qui porte des débris muqueux du fait de l'infection sous-jacente (flèche épaisse). B. Photomicrographie d'une coupe histologique montrant un trophonte dans la cavité qu'il a formée dans le tissu du filament branchial (flèche).

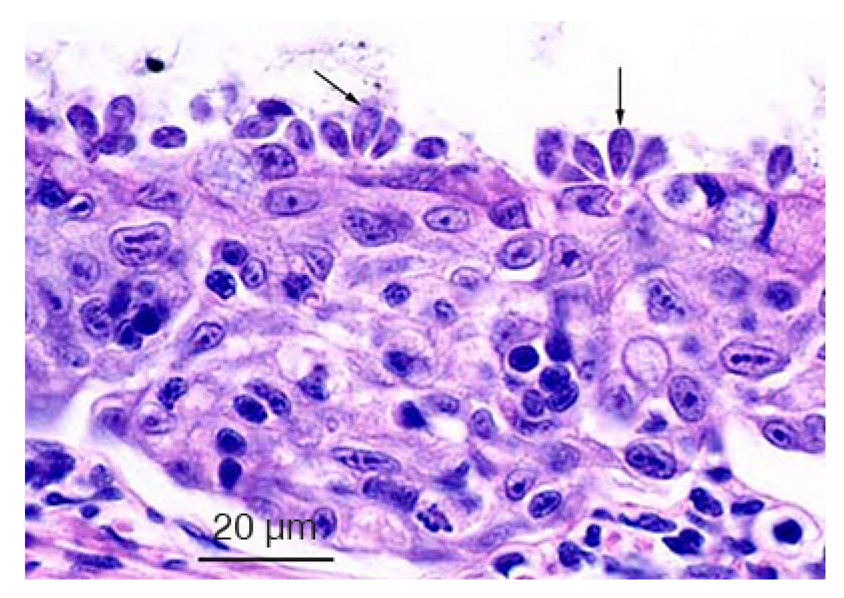


Figure 259. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, ichthyobodose.

Photomicrographie d'une coupe histologique de peau infectée par *I. necator* (Bodonidae). Les flèches indiquent les trophozoïtes implantés dans l'épithélium cutané.

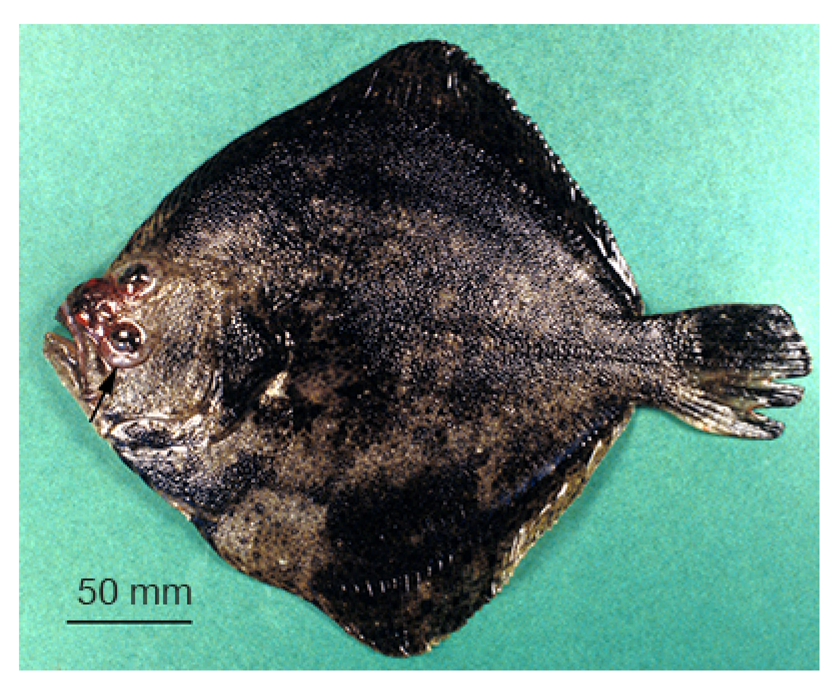


Figure 260. *Scophthalmus maximus (Psetta maxima)* turbot, trichodinidose.

Infection massive se traduisant par une tuméfaction congestive (flèche) péri- buccale et péri-oculaire. Cliché G. Blanc.



Figure 261. ***Esox lucius*** **brochet, piscicolose à** ***Piscicola geometra*** **(Piscicolidae).**

Infestation massive trouvée lors de la vidange d'un étang en Camargue. Cliché A. Raibaut.

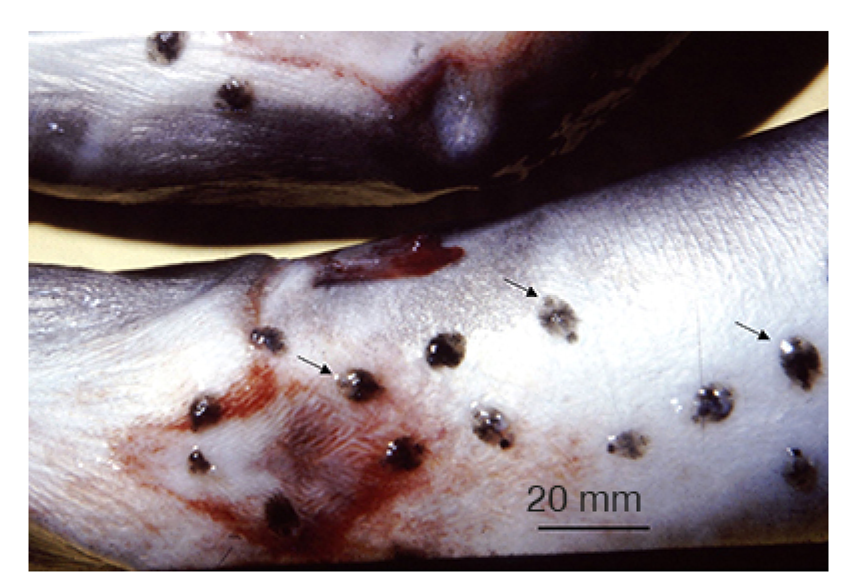


Figure 262. ***Anguilla anguilla*** **anguille européenne, argulose à** ***Argulus*** **sp (Argulidae).**

Les piqûres répétées des nombreux parasites (flèches) ont entraîné des hémorragies intratégumentaires.

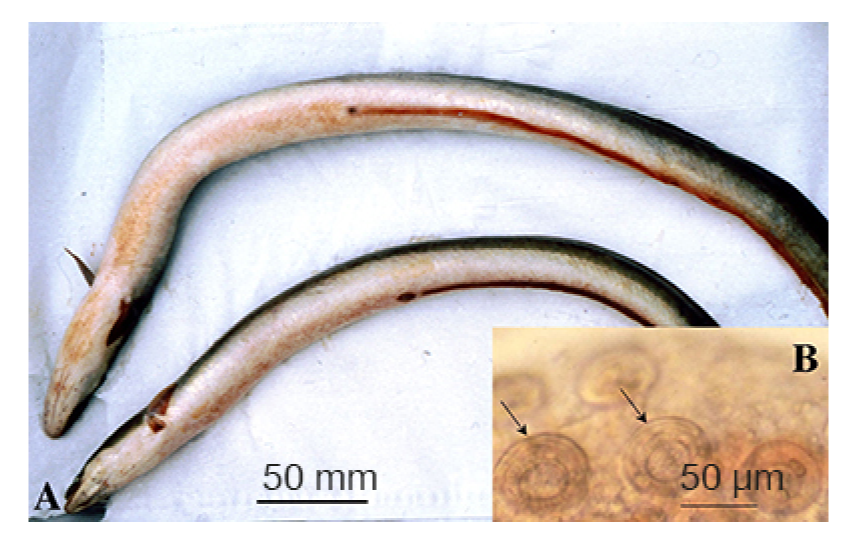


Figure 263. ***Anguilla anguilla*** **anguille européenne, trichodinidose.**

A. L'irritation engendrée par l'intensité de l'infection se traduit par des manifestations congestives et hémorragiques sur l'abdomen et la nageoire anale ; de telles lésions accompagnent fréquemment les infections massives par les trichodinidés. B. Photomicrographie d'une préparation à l'état frais de trophontes (flèches) prélevés dans du matériel cutané. Cliché F. Baudin-Laurencin.

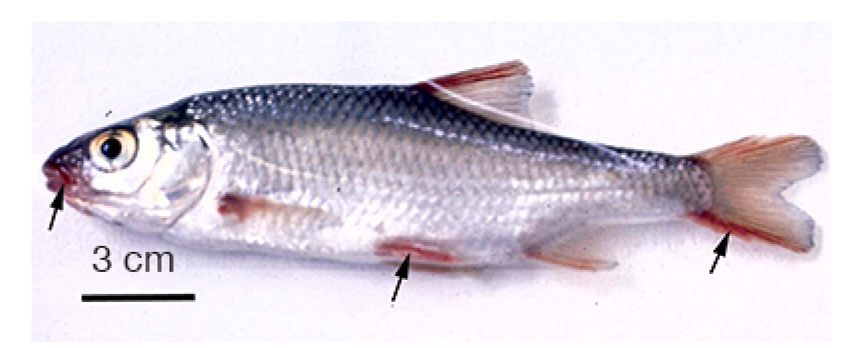


Figure 264. ***Rutilus rutilus*** **gardon, bucéphalose larvaire.**

Lésions macroscopiques nécro-hémorragiques (flèches) de la bouche et des nageoires engendrées par les cercaires.



Figure 265. ***Rutilus rutilus*** **gardon, bucéphalose larvaire.**

Photomicrographie de lésions histologiques de l'infection tégumentaire au cours de l'infection aiguë : les cercaires (C) qui viennent de pénétrer en région péri- buccale y provoquent des hémorragies (flèches).

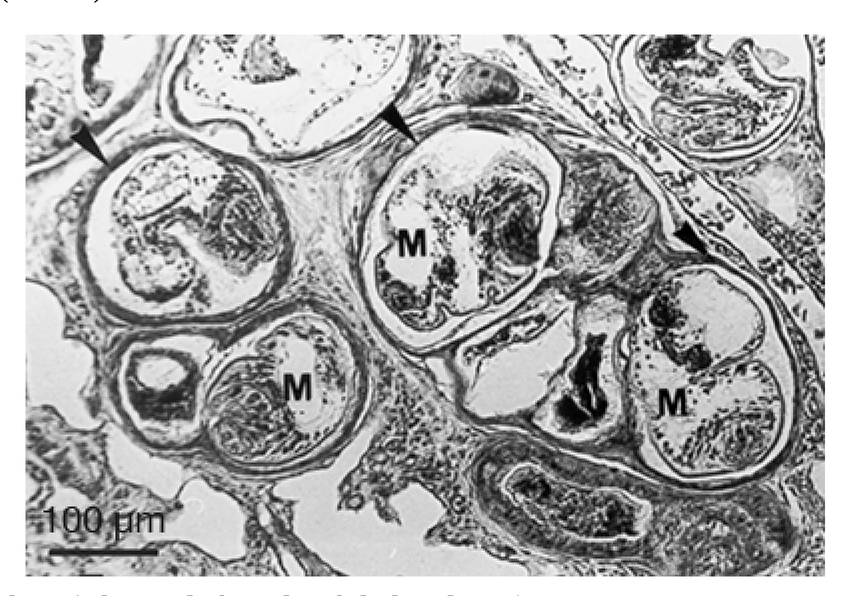


Figure 266. ***Abramis brama*** **brème, bucéphalose larvaire.**

Photomicrographie de lésions histologiques dans la nageoire caudale après 2 mois de vie en conditions infectantes : les kystes (flèches) de métacercaires (M) ont envahi les tissus sous- cutanés et principalement ceux des nageoires.



Figure 267. ***Rutilus rutilus*** **gardon atteint de philométrose.**

A. Lésion operculaire de philométrose montrant le ver dépassant de sa loge forée dans l'opercule (flèche). B. Vue de l'opercule isolé montrant la loge creusée par le parasite (flèche), entourée d'une réaction congestive.

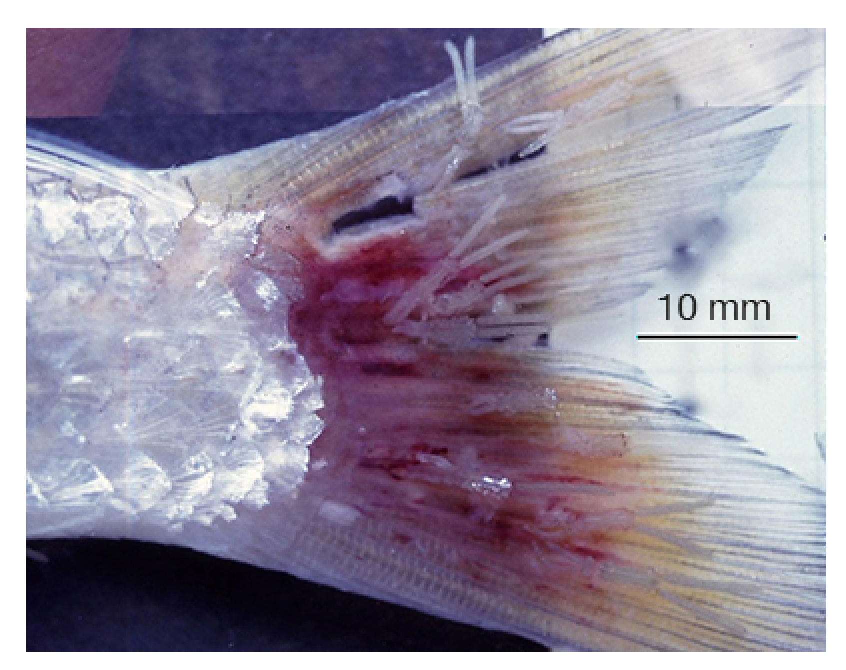


Figure 268. ***Leuciscus leuciscus*** **vandoise, trachéliastose (Lernaeopodidae).**

Lésions nécro-hémorragiques induites par les parasites fichés dans le pédoncule. Cliché M. Dorson.

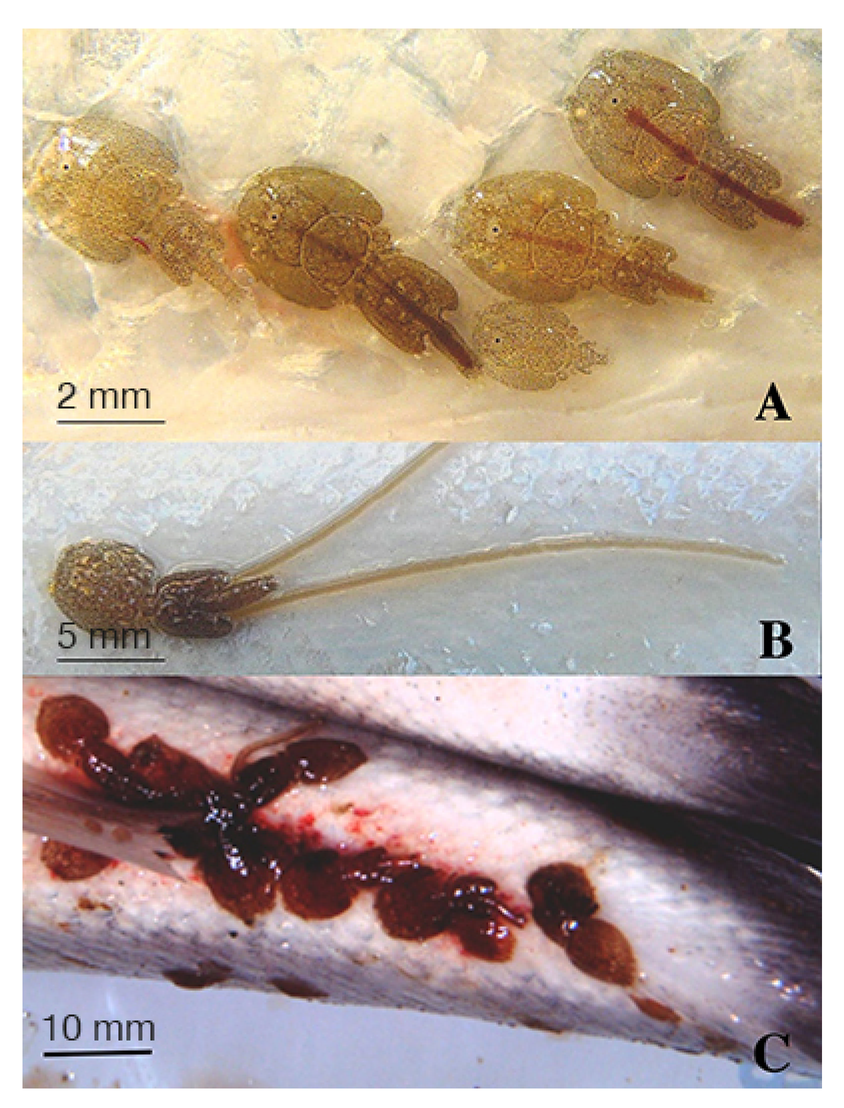


Figure 269. *Salmo salar* saumon atlantique, lépéophtheirose à *Lepeophtheirussalmonis* (Caligidae).

A. Copépodes pré-adultes au voisinage de la nageoire anale. B. Individu femelle. C. Importante densité parasitaire en région pelvienne ayant engendré des hémorragies cutanées. Clichés T. Poppe.

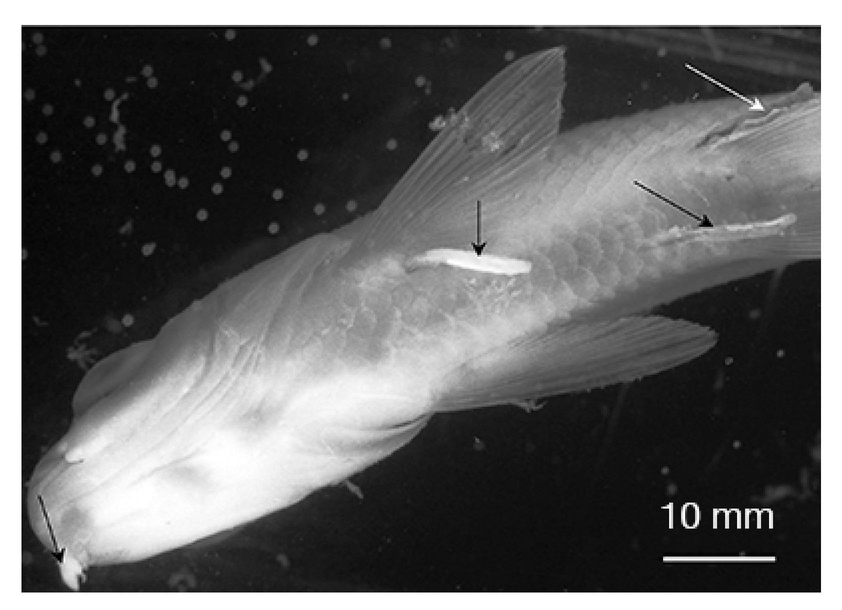


Figure 270. ***Rutilus rutilus*** **gardon, lernaeaose.**

Deux copépodes lernéidés sont implantés au niveau de la ceinture pelvienne, localisation fréquente de ces parasites.

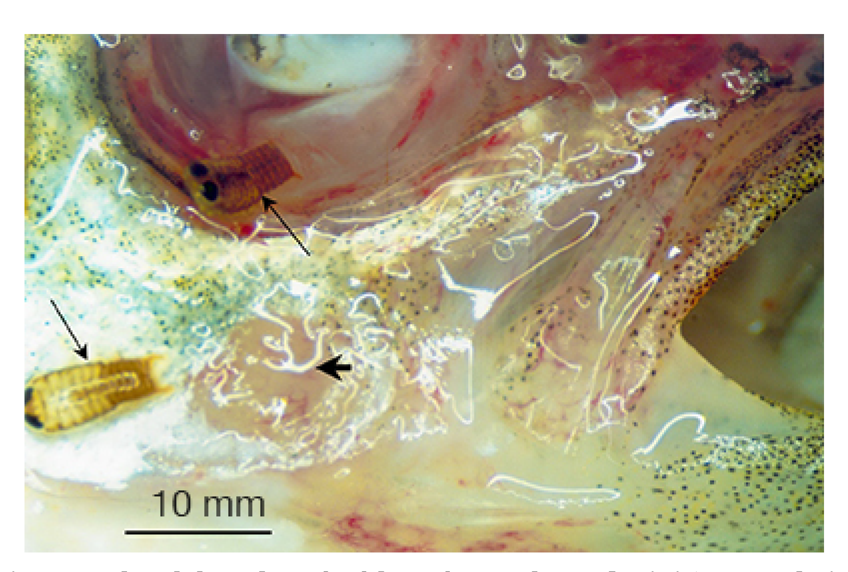


Figure 271. ***Dicentrarchus labrax*** **bar, éméthose à** ***Emetha audouini*** **(Ceratothoinae).**

Hémorragies tégumentaires en région oculo-buccale et ulcère (pointe de flèche) engendrés par des larves d'*E. audouini* (flèches) qui provoquent, en outre, la nécrose de l'œil. Cliché E.P. Papapanagiotou.

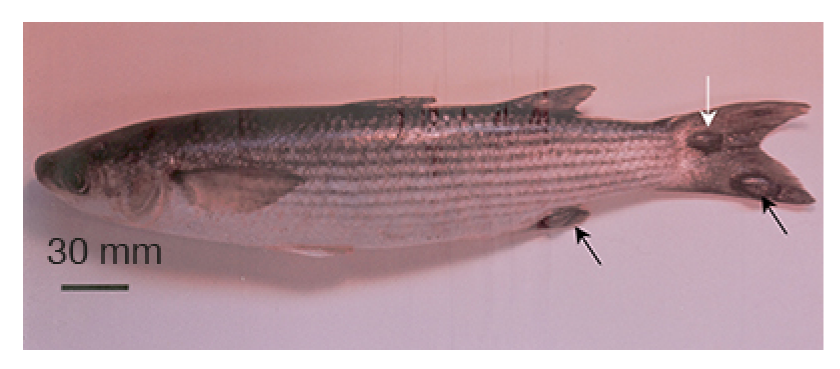


Figure 272. ***Liza aurata*** **muge doré (mulet), cymothoïdose à** ***Nerocila orbignyi*****(Cymothoidae).**

L'infestation se cantonne aux nageoires. Cliché J.P. Trilles.

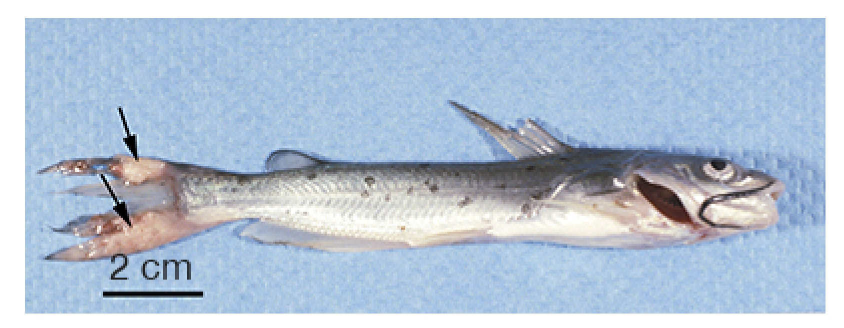


Figure 273. ***Ictalurus punctatus*** **channel catfish, henneguyose (Myxobolidae).**

Noter les kystes volumineux sur la nageoire caudale (flèches).

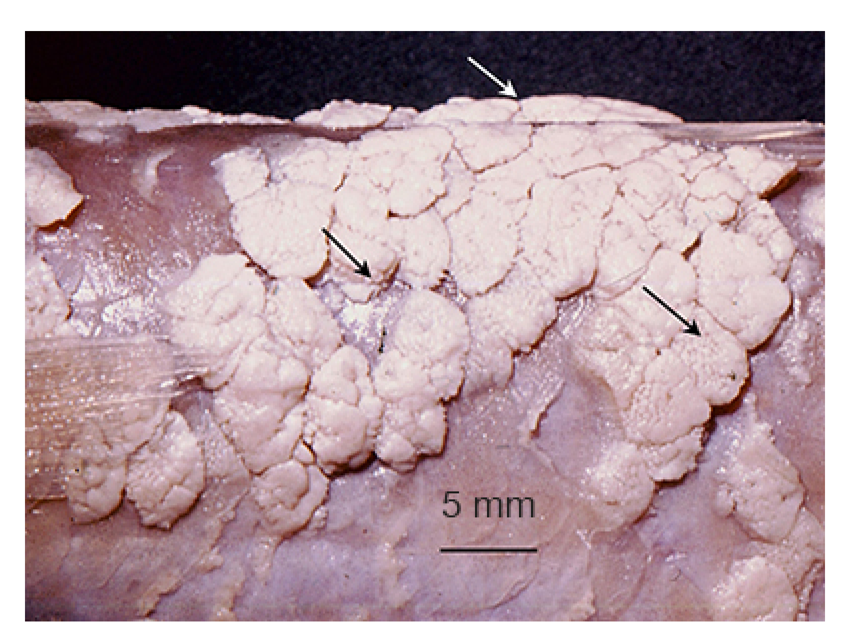


Figure 274. ***Mugil*** **sp. mulet (muge), myxobolose à** ***Myxobolus exiguus*** **(Myxobolidae).**

Les nombreux kystes myxosporidiens (flèches), formés dans les tissus sous-jacents, ont soulevé les écailles de ce spécimen de muge conservé dans une solution formolée. Cliché A. Raibaut.

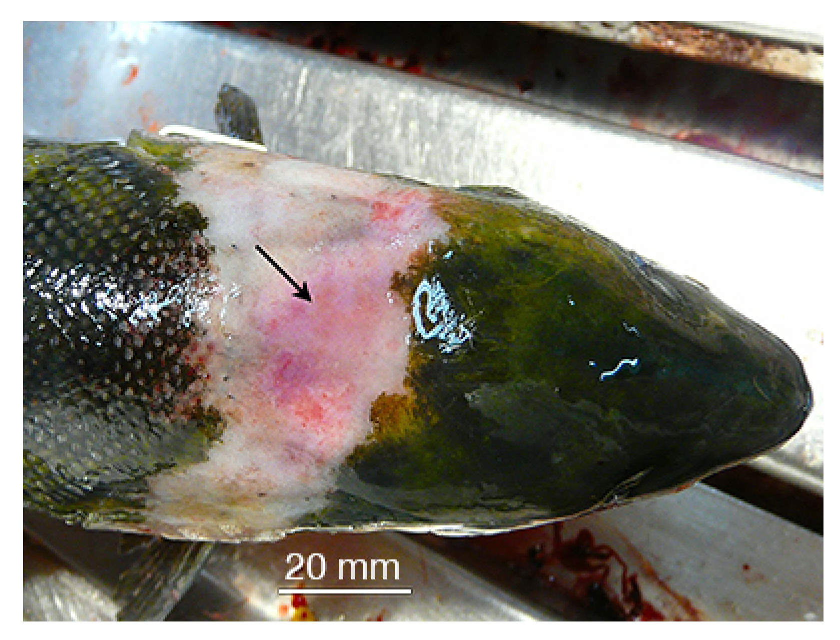


Figure 275. *Salmo salar* saumon atlantique, lépéophtheirose.

Érosion tégumentaire céphalique, stade ultime fréquent de la maladie. Cliché T. Poppe.



Figure 276. *Oncorhynchus mykiss* truites arc-en-ciel, lépéophtheirose en élevage marin.

La plage céphalique claire, portée par certains sujets, est un bon signe indicateur de la maladie. Cliché L. Pasco.



Figure 277. ***Sparusaurata*** **daurade (mandibule coupée), lernaeolophose à** ***Lernaeolophussultanus*** **(Pennellidae).**

Le copépode est implanté dans le plafond de la cavité buccale et seuls le tronc et les sacs ovigères en sont visibles ; voir également fig. 249. Cliché A. Raibaut.

Les affections de la sphère branchiale : branchites parasitaires

Les affections branchiales créent une gêne respiratoire et se traduisent, cliniquement, par le pipage, l'écartement operculaire, des phases d'excitation alternant avec des phases de prostration pouvant se terminer par la mort, dans les formes aiguës, ou, en cas d'évolution lente, par une certaine baisse d'activité accompagnée d'anémie, d'amaigrissement (figures 278 et 279) et, chez les jeunes sujets, d'un retard de croissance. Sur le plan lésionnel, l'infection aboutit à divers degrés d'atteinte des lames et lamelles branchiales due aux actions :

- de constriction par les parasites [divers monogènes (figures 280, 281, 282) ; mollusques (figure 283) ; ergasilidés] ;
- d'irritation et d'érosion [ciliés : *Chilodonella*, *Brooklynella*, *Capriniana*, *Ichthyophthirius* et trichodinidés ; flagellés : *Ichthyobodo* spp, *Cryptobia* spp (figure 284) ; dinoflagellés : *Amyloodinium* ; monogènes, dactylogyridés] ;
- de rupture [*I multifiliis*, *C. irritans ;* larves de sanguinicolidés ; divers crustacés : copépodes chondracanthidés, *Pharodes* spp, (figure 285) ; ergasilidés, *Ergasilus* spp (figure 286) ; lernéopodidés, *Allela* spp

(figure 287), *Salmincola* spp (figure 288) ; isopodes *Gnathia* spp (figure 236) et *Mothocya* spp (figure 234)] ; voire de perforation profonde (pennellidés) ;
- d'inflammation proliférative (*Desmozoon lepeophterii*).

La nécrose en aval du point d'attache parasitaire s'observe au cours de copépodoses à *Lernaeocera* spp (figure 278), à *Haemobaphes* spp et d'isopodoses à *Mothocya epimerica* (Romestand *et al.,* 1977). Le détachement des parasites peut aussi laisser des cicatrices sur les lames et lamelles (figure 287). Les lésions concernent parfois le squelette cartilagineux des branchies, qui se trouve plus ou moins déformé ou dévié (myxosporidies ; larves d'hétérophyidés, telles celles de *Centrocestus formosanus*).

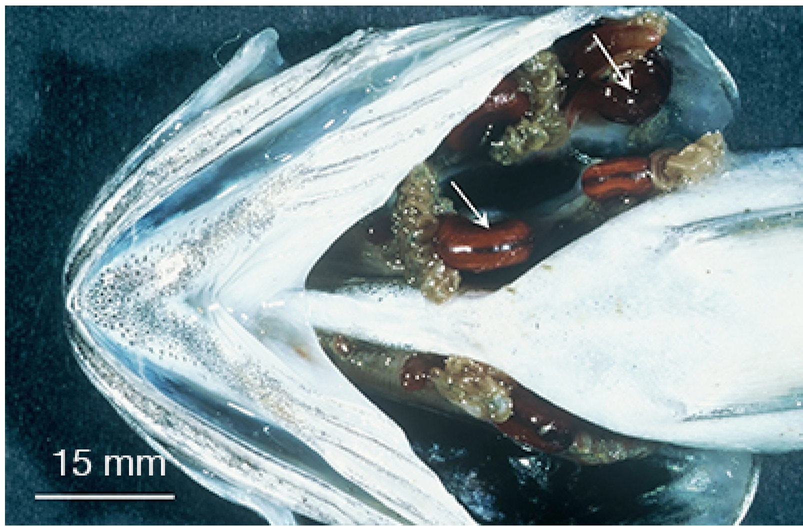


Figure 278. *Merluccius merluccius* colin, lernaeocerose branchiale à *Lernaeocera lusci* (Pennellidae).

Noter le tronc rouge, gorgé de sang (flèches), et les sacs ovigères jaunâtres des copépodes. Cliché A. Raibaut.

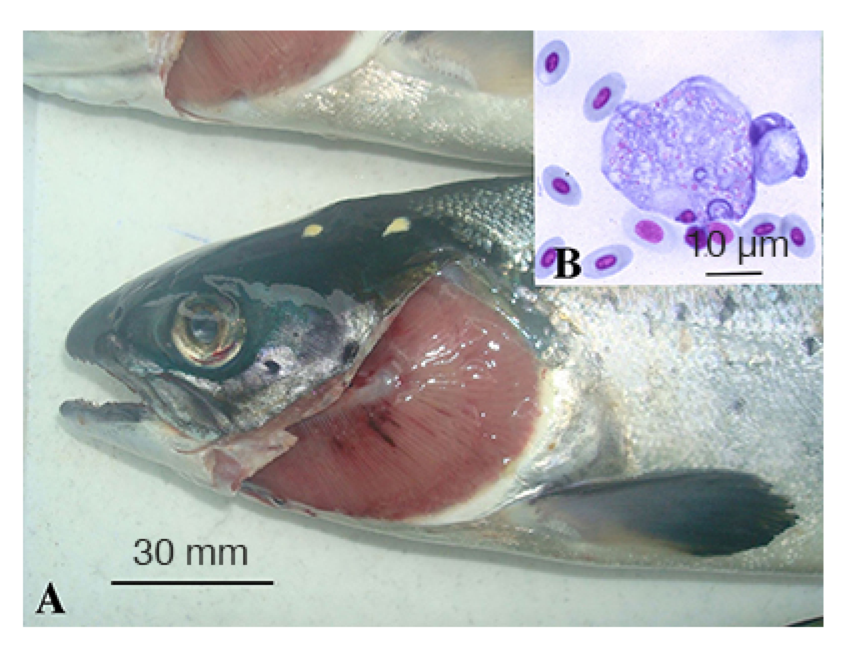


Figure 279. ***Salmo salar*** **saumon atlantique, amibiose branchiale dite** ***Amoebic gill disease*****.**

A. Noter l'épaisse couche de mucus recouvrant les filaments branchiaux, ainsi que les hémorragies. B. Photomicrographie d'un trophozoïte d'amibe tel qu'il s'en rencontre dans le matériel présent à la surface de la branchie lésée (coloration May-Grünwald - Giemsa). Cliché R. Avendaño-Herrera.

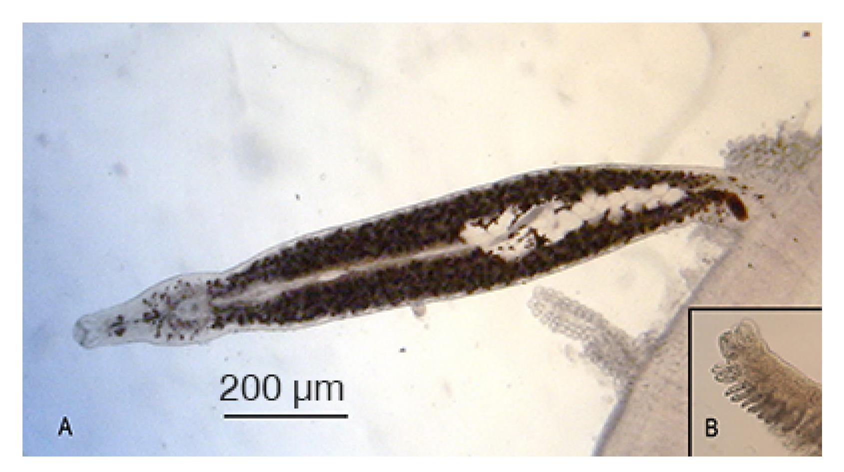


Figure 280. ***Sparus aurata*** **daurade royale, microcotylidose branchiale.**

A. Photomicrographie de l'organisme entier. B. Détail de l'extrémité postérieure de l'opisthohapteur montrant une des rangées de pinces. Clichés J.C. Raymond, SAVU.

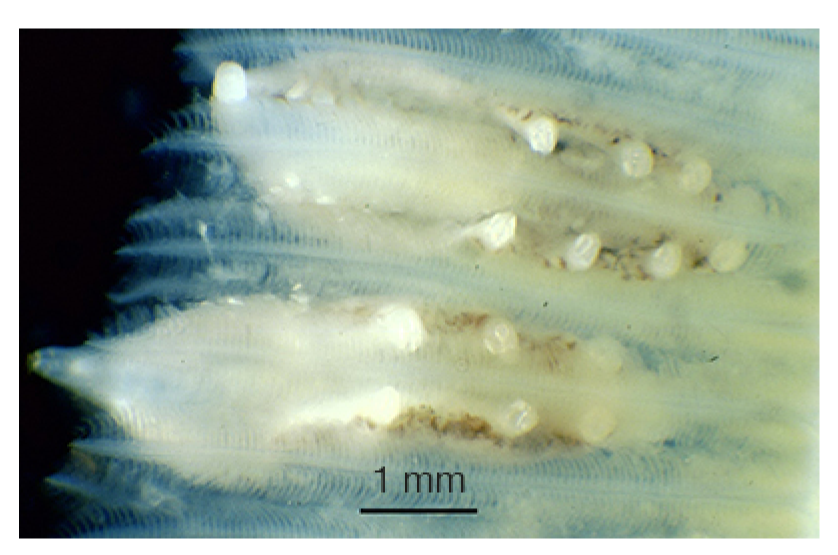


Figure 281. ***Trisopterus luscus*** **tacaud, diclidophorose à** ***Diclidophora luscae*** **(Diclidophoridae).**

Deux monogènes enserrent chacun un filament branchial au moyen des digitations de leur hapteur dont les pinces s'attachent aux lamelles branchiales. Cliché A. Raibaut.

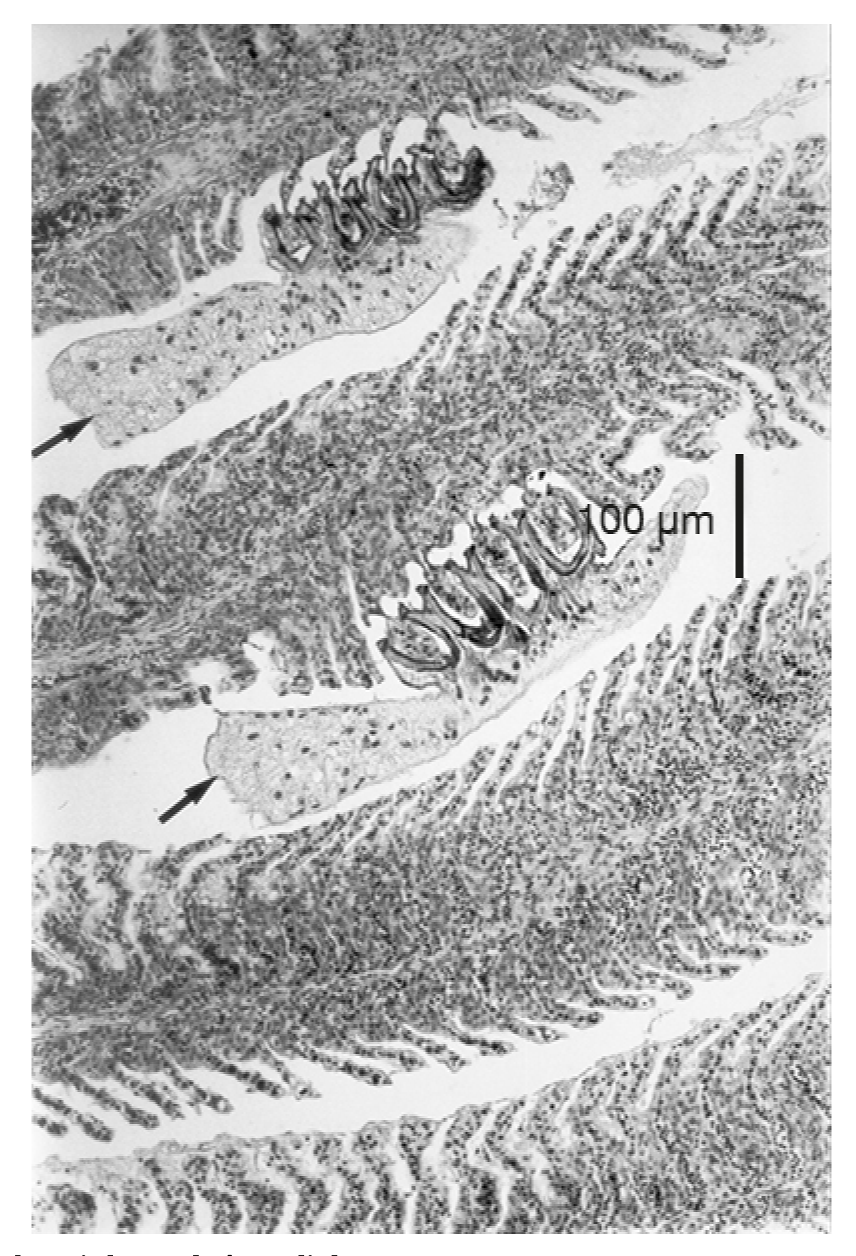


Figure 282. ***Abramis brama*** **brême, diplozoonose.**

Photomicrographie d'une coupe de branchie montrant les opisthohapteurs du monogène (flèches) dont les pinces enserrent chacune une lamelle branchiale.

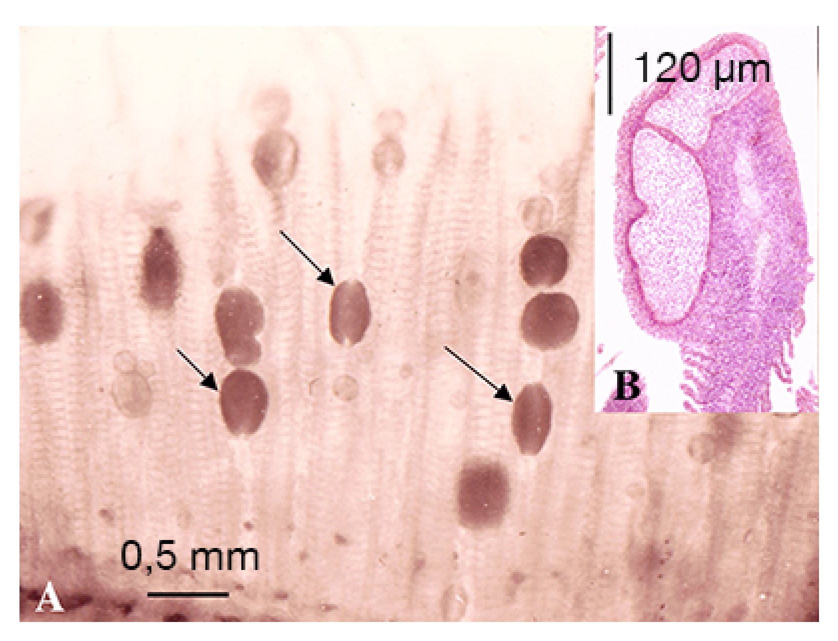


Figure 283. Glochidiose.

A. *Oncorhynchus masou* saumon masou, les larves (flèches) du mollusque *Margaritifera laevis* (Margaritiferidae) sont attachées sur les lamelles branchiales. B. *Abramis brama* brème, coupe histologique d'une larve de mollusque fixée à l'extrémité distale d'un filament branchial. Cliché T. Awakura, 1968.

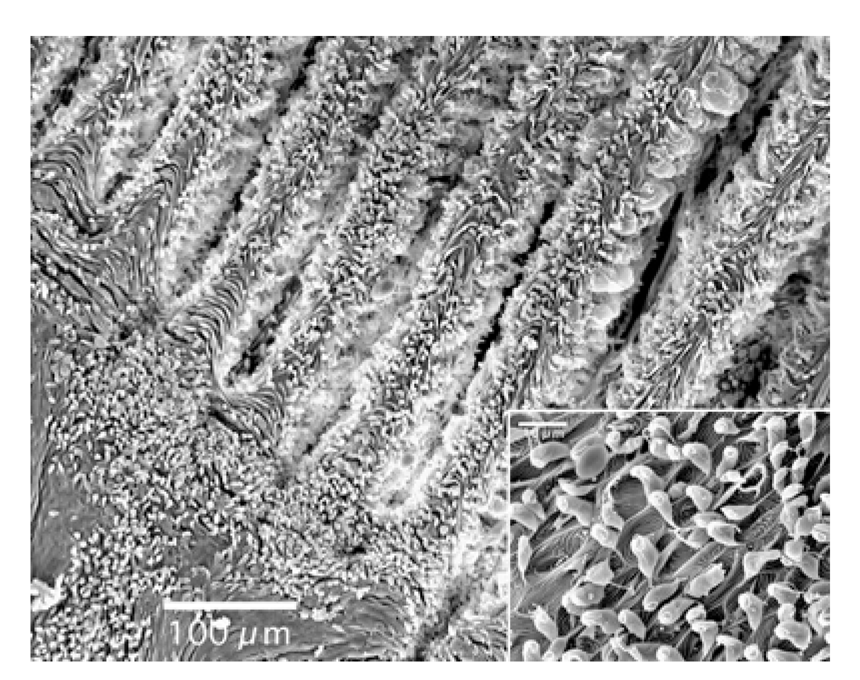


Figure 284. *Tilapia* sp., branchite à *Cryptobia branchialis* (Bodonidae).

Électromicrographie à balayage montrant le nombre très élevé des cryptobias qui recouvrent les lamelles et les filaments branchiaux attestant la forte intensité de l'infection ; dans l'insert, détail de l'attachement de flagellés sur les épithéliocytes branchiaux. Clichés B.I. Kuperman et V.E. Matey.

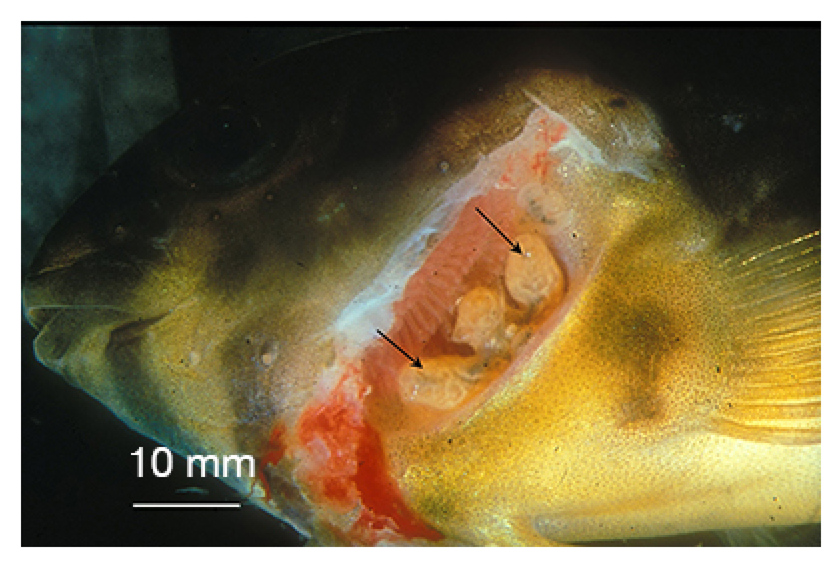


Figure 285. *Blennius pavo* blennie, infestée par des *Pharodes banyulensis* (Pharodidae) indiqués par les flèches.

Cliché A. Raibaut.



Figure 286. *Tinca tinca* tanche, ergasilose.

Noter la forte intensité de l'infestation branchiale (flèches) et la présence des parasites porteurs de sacs ovigères en V.

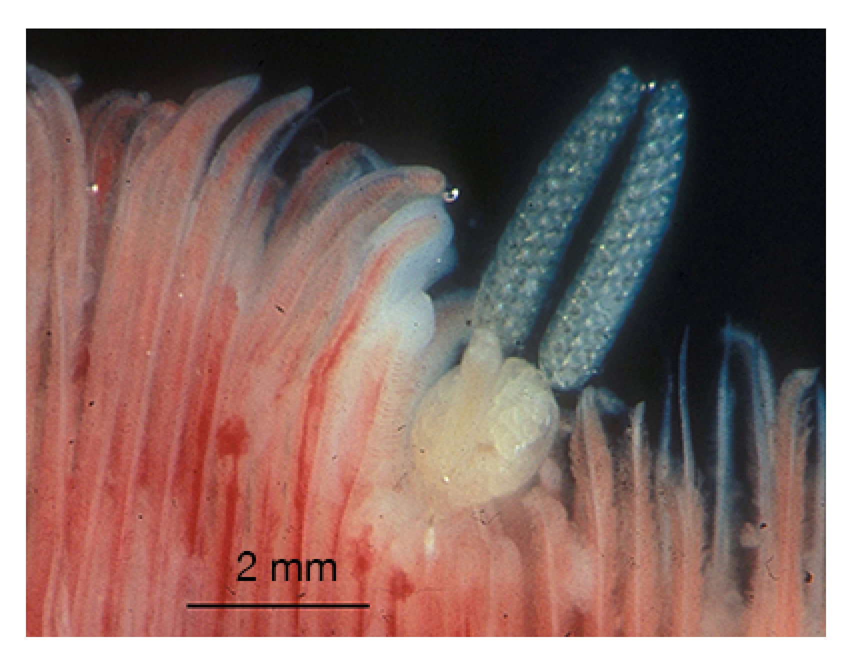


Figure 287. ***Diplodus sargus*** **sar commun, infesté par** ***Allela macrotrachelus*** **(Lernaeopodidae).**

Cliché A. Raibaut.



Figure 288. ***Oncorhynchus tshawytscha*** **saumon chinook, branchite engendrée par** ***Salmincola californiensis*** **(Lernaeopodidae) (flèches) et** ***Flavobacterium columnare*** **(F).**

Ces actions entraînent : un accroissement de la sécrétion de mucus ; une acanthose de l'épithélium lamellaire ; l'obturation des espaces interlamellaires ; des phénomènes congestifs associés à un afflux leucocytaire très dense autour des implantations de parasites (figure 289) ;

des nécroses mutilant plus ou moins l’organe respiratoire et pouvant conduire à la mort par asphyxie (*I. multifiliis*).



Figure 289. *Dicentrarchus labrax* bar, diplectanose.

A. Nombreux monogènes (flèches) adhérant aux extrémités distales des filaments branchiaux, la pointe de flèche indiquant l’arc branchial. Cliché L. Euzet. B. *Diplectanum aequans*(Diplectanidae) attaché à un filament branchial de bar. Cliché J.C. Raymond, SAVU.

Le cas de *Desmozoon lepeophtherii/Paranucleospora theridion* est exemplaire des difficultés rencontrées dans la mise en relation des tableaux d’inflammation branchiale proliférative (PGI) avec un agent infectieux dûment caractérisé. Celui-ci est en fait un endoparasite distribué dans de nombreux organes, dont les effets les mieux documentés s’expriment au niveau branchial. Clairement associée à des lésions de PGI, la présence de spores microsporidiennes, considérée en Norvège comme cause majeure de mortalité (Nylund *et al.*, 2010), n’a pas suscité le même émoi dans les élevages de saumons d’Écosse, ni sur la côte nord-pacifique américaine où la présence de *Desmozoon* est également attestée (Freeman et Sommerville, 2011 ; Matthews *et al.*, 2013). C’est qu’il existe bien d’autres causes auxquelles rapporter les syndromes prolifératifs, phénomènes multifactoriels par essence. Freeman et Sommerville font, en outre, remarquer que la plupart des microsporidies connues dans le monde animal sont typiquement opportunistes et ne deviennent redoutables que sur des terrains affaiblis, voire immunodéprimés, observation qui pourrait expliquer la variabilité des effets cliniques de l’infection, relativement à l’état des animaux et aux conditions environnementales dans lesquelles ils évoluent.

Divers endoparasites colonisent les branchies donnant naissance à des kystes et tuméfactions localisés sur les lames et lamelles et sur les parois de la cavité branchiale : des microsporidies [*Loma* spp (figure 290), *Neonosemoides* spp, *Microphilum* spp] ; des myxosporidies (sphérosporidés, myxobolidés : *Henneguya* spp, *H. ictaluri*, *Thelohanellus* spp). Les thrombus se formant autour des sanguinicolidés et de leurs œufs (figure 291) font obstacle à la circulation sanguine et peuvent également induire des nécroses dans les tissus situés en aval. De plus, la sortie des larves, par effraction, peut engendrer des hémorragies anémiantes (Hoffman *et al.*, 1985) s'ajoutant aux déchirures de l'épithélium branchial. Les réactions tissulaires plasmodiales, kystiques et granulomateuses sont présentes sur les lamelles, filaments, lames ou arcs branchiaux, selon la nature du parasite inducteur et l'ancienneté de la réaction.

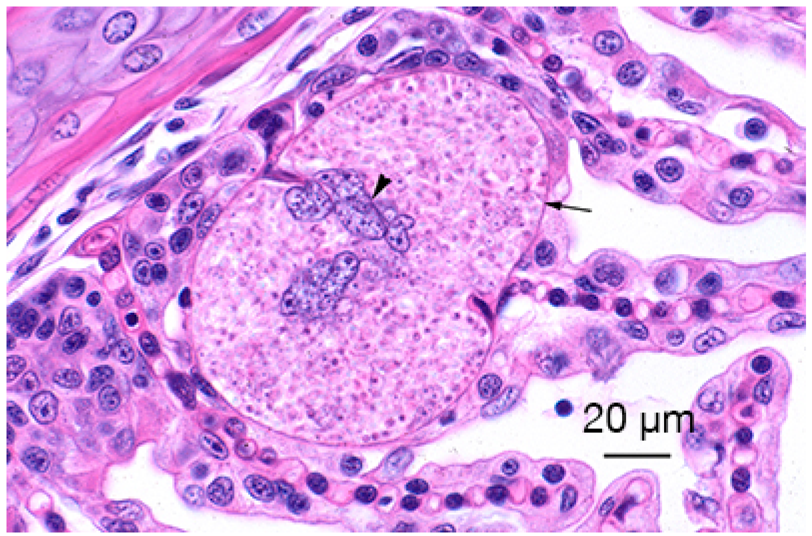


Figure 290. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, microsporidiose branchiale à *Loma salmonae* (clade Loma).

Photomicrographie d'une coupe histologique d'un xénome rempli de microspores (flèche) ; noyau de la cellule infectée d'aspect polylobé du fait de sa non-séparation au cours des divisions successives (pointe de flèche).

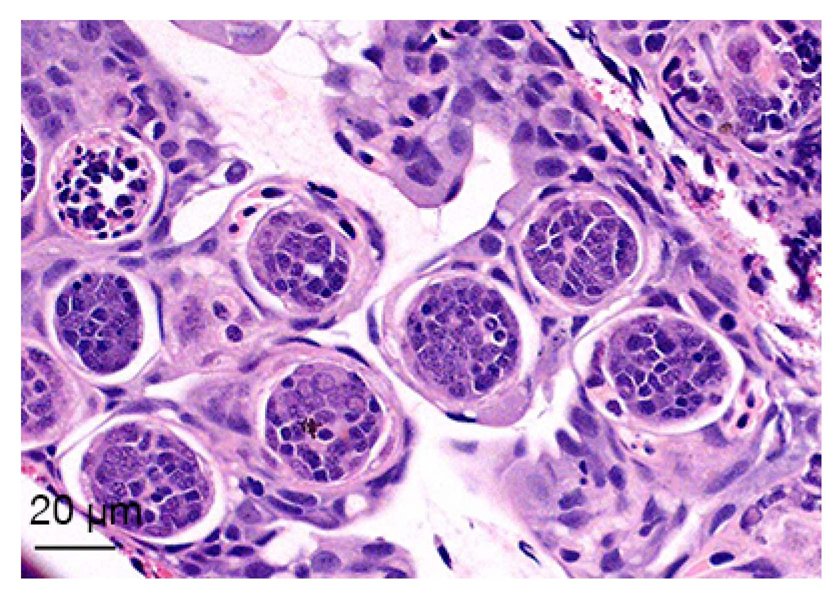


Figure 291. ***Oncorhynchus mykiss*** **truite arc-en-ciel, sanguinicolose à** ***Sanguinicola davisi*** **(Sanguinicolidae).**

Photomicrographie d'une coupe histologique de lamelles branchiales montrant les nombreux œufs embryonnés du digène (flèches).

Les affections de la musculature squelettique

Le parasitisme musculaire est, en général, silencieux sur le plan clinique et, le plus souvent, sans conséquence sanitaire pour le poisson. À l'examen nécropsique, les formations parasitaires se présentent sous différents aspects dans le tissu musculaire :

- kystes et granulomes : myxosporidies (*Kabatana* spp, *Tetramicra* spp, *Microsporidium* spp), digènes (métacercaires chez des larves de poissons) eucestodes [larves de phylobothriidés et de diphyllobothriidés (figures 292 et 293)], nématodes [larves d'anisakinés (figure 294), de cucullanidés ou d'anguillicolidés ; œufs de trichosomoïdidés ; adultes de skrjabillanidés] ;
- dégénérescence ou liquéfaction musculaire [microsporidies : pleïstophoridés, *Pleistophora* spp, *Heterosporis* spp ; scuticociliés (figure 295) ; diverses myxosporidies : *Myxobolus* spp, *M. insidiosus ;Henneguya* spp, *H. szchokkei* ; *Thelohanellus* spp, *T. hovorkai ; Kudoa thyrsites*, *K. megaspora* syn. *K. megacapsula*] ;
- traces de migration d'helminthes (métacercaires de nombreux digènes : diplostomidés, *Bolbophorus* spp, *B. damnificus*,

Crassiphiala, Uvulifer, Ornithodiplostomum) ; clinostomidés (figure 296) ; bucéphalidés ; cryptogonimidés [*Timoniella praeteritum* (Looss, 1901)] ; opecoelidés, *(Cainocreadium labracis*).

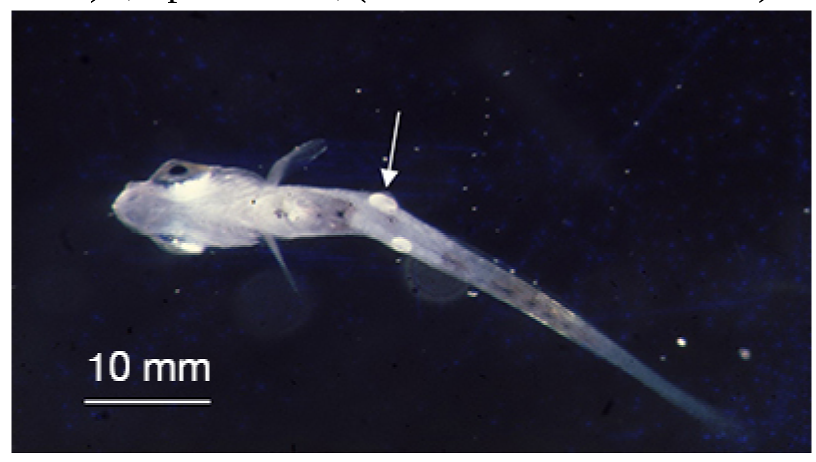


Figure 292. *Sparus aurata* daurade, larve infestée par des métacercaires d'*Acanthostomum* (Cryptogonimidae) (flèches) provoquant la pliure à angle droit du corps du poisson.

Photomacrographie A. Raibaut.

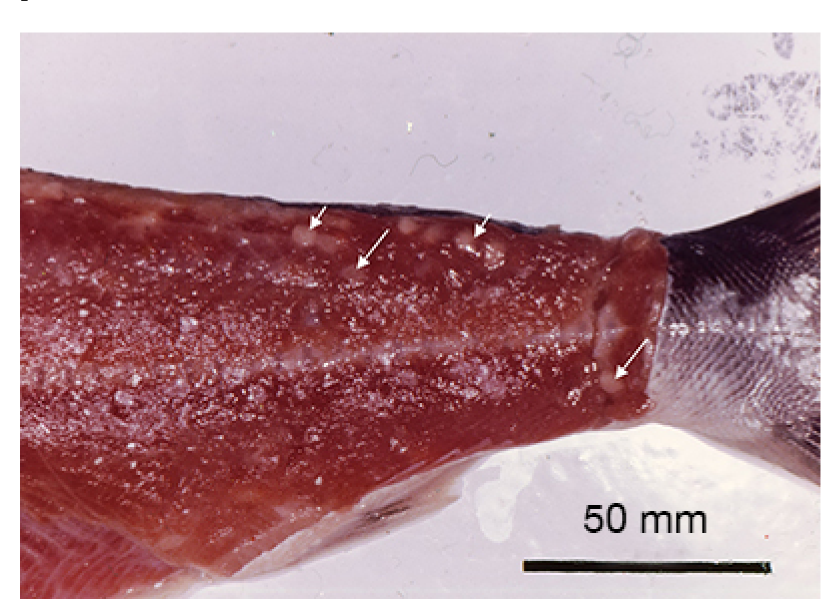


Figure 293. *Oncorhynchus gorbuscha* saumon rose, infestation par des larves de *Diphyllobothrium nihonkaiense* sp. nv (Diphyllobothriidae) dont les kystes (flèches) ont envahi la musculature.

Ces larves, comme celles de *D. latum* connu en Europe, engendrent, chez le consommateur humain, un ténia appelé « ver solitaire ». Cliché T. Awakura, 1979.

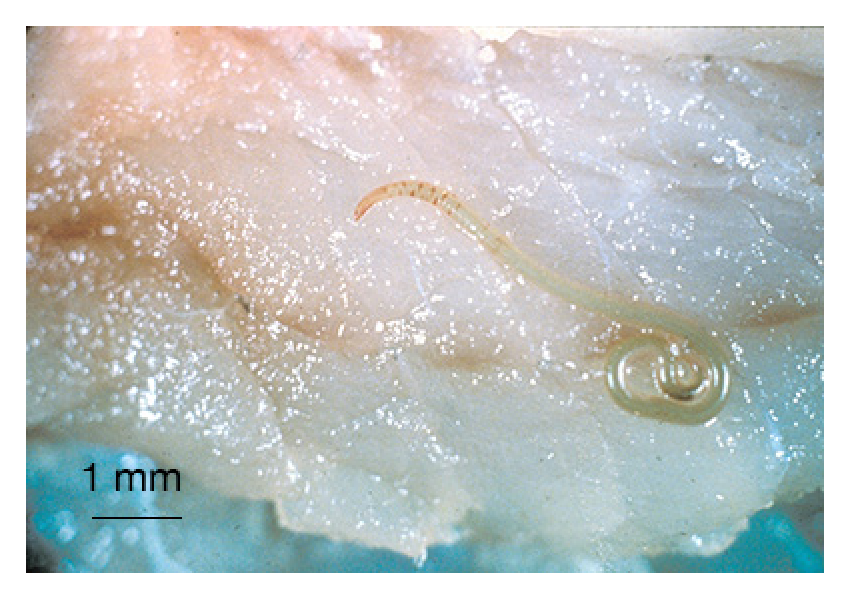


Figure 294. ***Genyonemus lineatus*** **courbine blanche, anisakiose.**

Une larve L3 d'anisakiné est à demi enroulée dans la musculature dorsale. Cliché M.L. Kent.

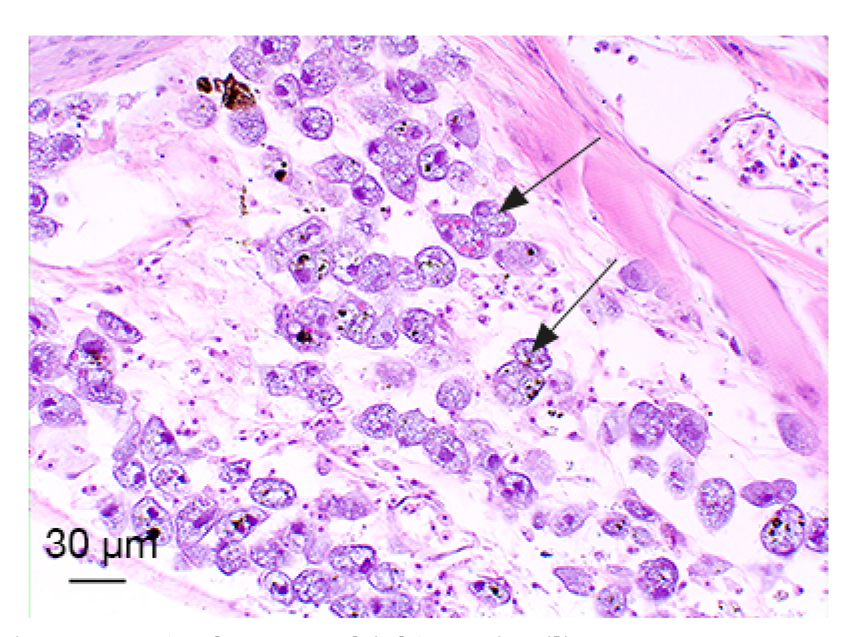


Figure 295. Hippocampe (espèce non précisée), scuticociliose.

Photomicrographie d'une coupe histologique de lésion consécutive à l'infection par *Uronema marinum* (Uronematidae) : les trophontes (flèches) ont envahi la musculature dont ils provoquent la lyse.



Figure 296. *Micropterus salmoides* black bass, clinostomose.

Métacercaires de couleur jaunâtre (*yellow grub*) enkystées dans la musculature (flèches). Cliché A. Goodwin.

Enfin, certains copépodes peuvent migrer dans les masses musculaires, provoquant des lésions de nécrose, susceptibles de déprécier le produit (figure 225).

Le plus souvent, les conséquences cliniques de ces parasitismes musculaires sont limitées, mais, en fonction des facteurs de risque de l'infestation, une maladie peut se développer. La parasitose s'extériorise consécutivement aux nécroses hémorragiques survenant sous l'effet conjugué des parasites eux-mêmes et de l'inflammation. Par ailleurs, les lésions précédentes, ainsi que celles de dégénérescence ou les kystes, peuvent conduire à une rupture des téguments et s'ouvrir dans l'environnement [microsporidioses (figure 297), myxoboloses (figure 298)].

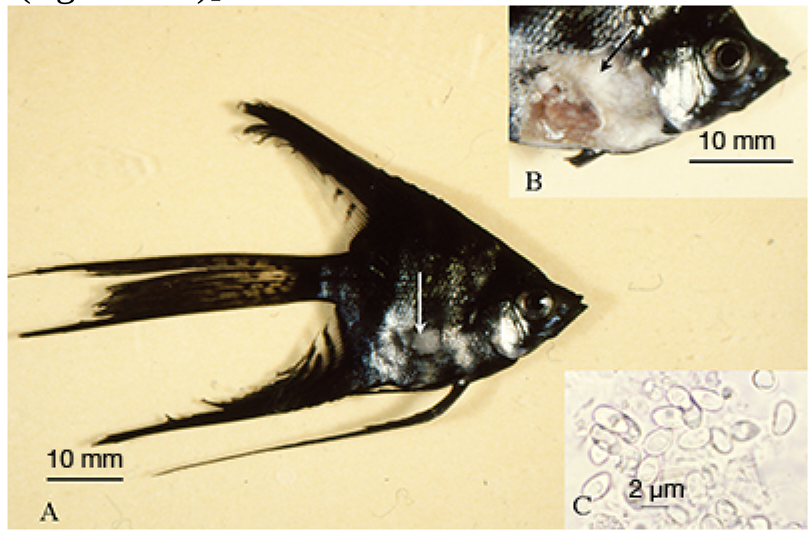


Figure 297. *Pterophyllum scalare* scalaire, microsporidiose à *Heterosporisfinki* (Pleistophoridae).

A. Lésion initiale sous la forme d'une petite plaque tégumentaire dépigmentée (flèche) qui se rompra pour former un ulcère. B. Le tégument excisé laisse apparaître la musculature d'aspect porcelaine (flèche). C. Photomicrographie de spores dans une préparation fraîche de muscle infecté.



Figure 298. *Scardinius erythrophthalmus* rotengle, myxosporose.

Expression tégumentaire d'une myxobolose musculaire à *Myxobolus* sp. (Myxobolidae) dont un kyste soulevant les écailles s'est rompu.

L'histolyse est particulièrement visible sous la forme d'une fonte musculaire qui traduit le remplacement des myoblastes de l'organisme hôte, de façon mécanique et/ou enzymatique, par les formations parasitaires. Parmi les myxosporidies, beaucoup de kudoïdés développent, chez plusieurs espèces de poissons marins, des kystes intramusculaires extensifs, parfois vermiformes qui, lors du filetage et de la transformation, laissent s'écouler un liquide laiteux, rempli de spores. Le parasitisme se révèle particulièrement lors du chauffage (cuisson, fumaison), la chaleur de la cuisson accélérant la cinétique des enzymes protéolytiques contenus dans les spores (Tsuyuki *et al.*, 1982). Cependant, la lyse musculaire s'exerce à froid chez beaucoup de kudoïdés dont *Kudoa thyrsites*, que l'on trouve aussi en salmoniculture marine (Harrell *et al.*, 1986). *K. musculoliquefaciens* est, d'ailleurs, une appellation traduisant bien le pouvoir myolytique des kudoïdés, pouvoir associé chez *K. clupeidae* à des lésions cutanées ulcératives (Reimschuessel *et al.*, 2003).

De même, alors que de nombreuses larves d'helminthes, tout spécialement de digènes, peuvent infester silencieusement les poissons, des

diplostomidés crassiphialinés engendrent, régulièrement, des myosites hémorragiques et nécrosantes assorties d'une néphrite tubulaire nécrosante (Overstreet *et al.*, 2002). C'est le cas pour *Bolbophorus damnificus* et d'autres *Bolbophorus* chez le channel catfish (Levy *et al.*, 2002).

Outre la possibilité d'engendrer une maladie chez le poisson, le parasitisme musculaire présente un double inconvénient pour le produit. Il détruit, d'une part, sa valeur marchande et, de l'autre, il peut constituer, dans certaines régions du monde, un risque de zoonose parasitaire du fait de digènes, eucestodes, nématodes, voire d'acanthocéphales (annexe 1).

Les affections de la cavité péritonéale et du mésentère

La plupart du temps, les parasites présents dans la cavité péritonéale n'affectent pas l'état général, ni le comportement des poissons et se découvrent à l'examen nécropsique. Cependant, les facteurs de risque aidant, l'accumulation de larves de cestodes diphyllobothriidés, comme *Ligula* (figure 242), peut induire une tuméfaction abdominale accompagnée d'apathie et de fonte musculaire dorsale (Sweeting, 1977). Le mésentère et le péritoine peuvent aussi représenter une des localisations de parasites à vocation systémique, tels *Cryptobia salmositica*, *C. iubilans* ou *Ceratomyxa shasta*, entre autres (figures 299 et 300).

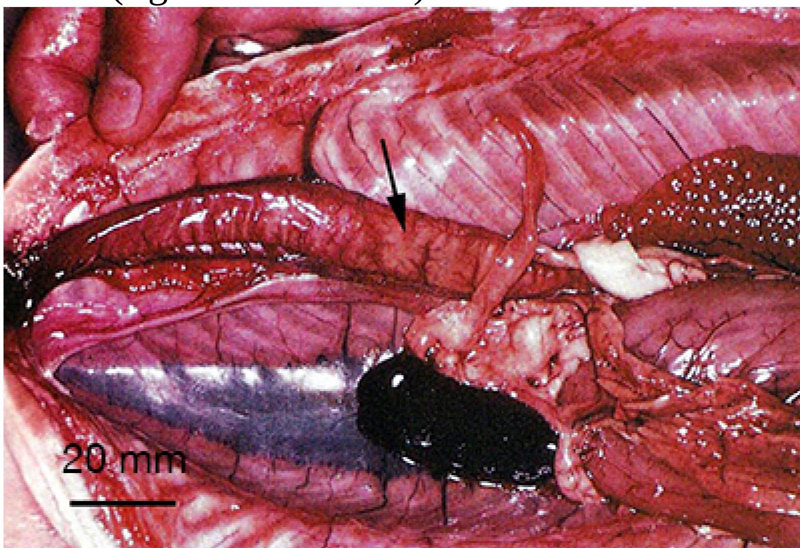


Figure 299. *Oncorhynchus tshawytscha* saumon chinook, cératomyxose.

Examen nécropsique montrant l'aspect général sanguinolent de la cavité abdominale et de l'intestin dont la paroi (flèche) est épaissie. Cliché J. Fryer.

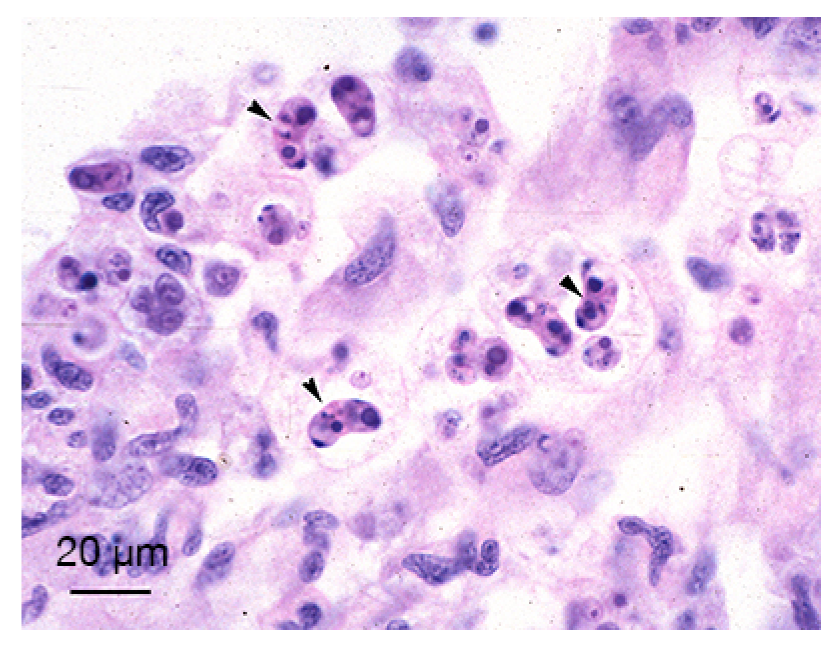


Figure 300. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, cératomyxose.

Photomicrographie d'une coupe histologique du mésentère pendant la phase sporogonique, révélant les spores de *C. shasta* (pointes de flèches).

Par ailleurs, bien que sans conséquence sur le plan pathologique, il n'est pas rare de rencontrer chez les poissons sauvages, libres dans la cavité péritonéale, des ciliés (scuticociliés) ou, enkystés dans le mésentère, des microsporidies (*Pleistophora* spp, *Glugea* spp), des myxosporidies [cératomyxidés (figure 301)], divers digènes [diplostomidés crassiphialinés (type *Neascus*), comme *Posthodiplostomum minimum*, agent du *white grub* (figure 302)], des cestodes (protéocéphalidés, triénophoridés, diphyllobothriidés, par exemple *Ligula*), des nématodes [anisakinés (figure 303), dioctophymatidés, capillariidés et philométridés], des acanthocéphales (échinorhynchidés et pomphorhynchidés) et même des copépodes, en région périanale (*Sarcotaces*).



Figure 301. ***Oncorhynchus mykiss*** **truite arc-en-ciel, cératomyxose à** ***C. shasta*** **(Ceratomyxidae).**

Signes cliniques de l'infection : ballonnement abdominal traduisant la présence d'un mélange de liquide d'ascite et de débris nécrotiques. Cliché J. Fryer.

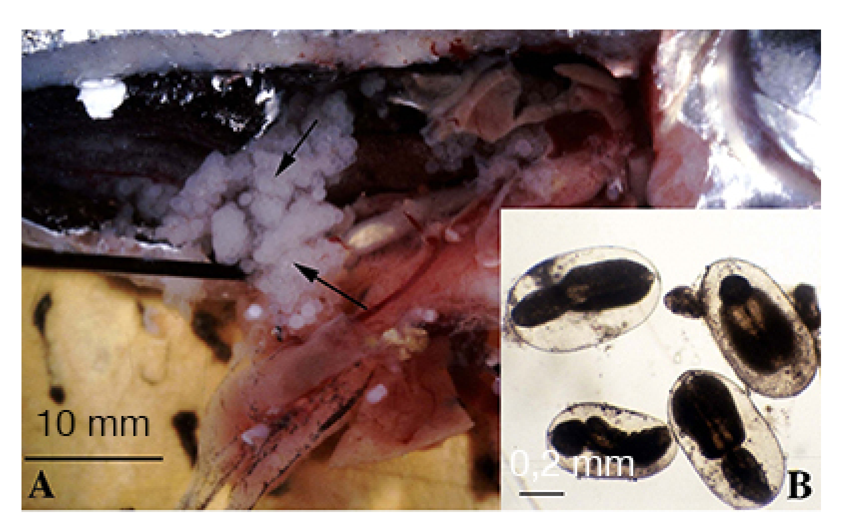


Figure 302. ***Pimephales promelas*** **vairon, posthodiplostomose (*****white grub*****).**

A. Agrégats de kystes blancs de métacercaires (flèches) de *Posthodiplostomum minimum* (Diplostomidae). B. Photomicrographie de kystes montrant les métacercaires.

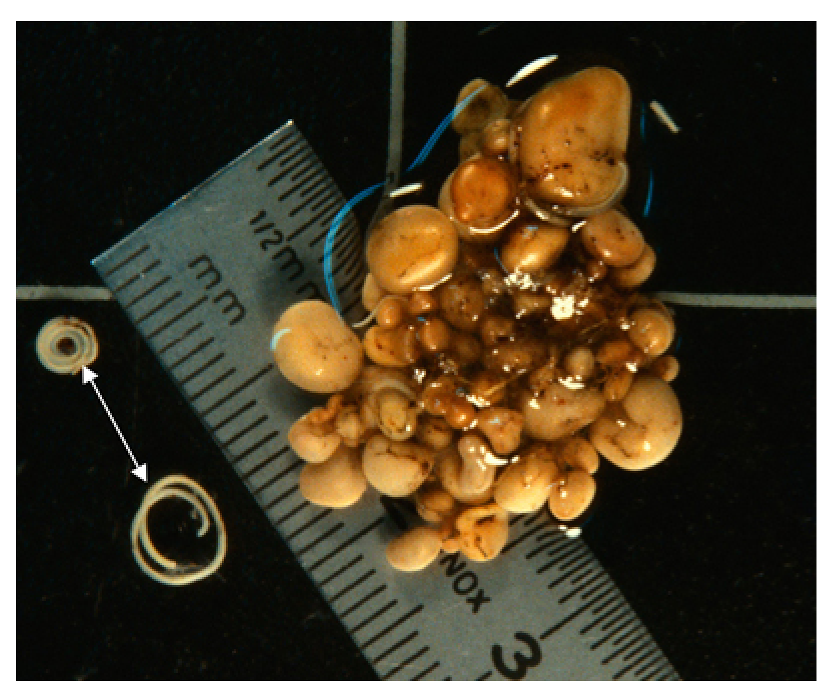


Figure 303. Gadidé (espèce non précisée), anisakiose.

Granulomes engendrés par des larves d'anisakiné dans la cavité abdominale d'un poisson. Les larves L3, enroulées sur elles-mêmes, forment une spirale plane et serrée semblable à un ressort de montre. Les dimensions apparaissent directement sur les clichés. Cliché G. Blanc.

La présence de larves plérocercoïdes de *Ligula* spp dans la cavité abdominale induit un ballonnement abdominal, ainsi qu'une modification du comportement : les poissons atteints ont tendance à rester en surface et à fuir plus lentement s'exposant ainsi aux prédateurs, notamment aux oiseaux ichthyophages qui assureront l'accomplissement du cycle (observations personnelles avec des ablettes, *Alburnus alburnus*, dans le lac de Vouglans, Jura ; Loot *et al.*, 2001 et 2002).

Les affections du système digestif

Avant d'évoquer les parasites colonisant le tube digestif lui-même (lumière et paroi) et ses prolongements que sont la vésicule biliaire et la vessie gazeuse, rappelons que ses extrémités, qui continuent la surface corporelle, peuvent être occupées par des parasites tégumentaires : en ce qui concerne la bouche, ciliés (*I. multifiliis*), flagellés (*Ichthyobodo* spp, *Cryptobia*), monogènes (*Capsala* spp), métacercaires de digènes [bucéphalose larvaire (figure 265)], copépodes (*Caligus*, *Lernaea*, *Salmincola*) ou isopodes

comme *Ceratothoa parallela* (figure 304) ; en partie rectale et anale, copépodes (*Sphyrion*, *Lernaea*, *Lernaeocera*) ou nématodes camallanidés (figure 305). La présence de parasites occupant les extrêmités du tube digestif est en général immédiatement perçue à l'inspection.

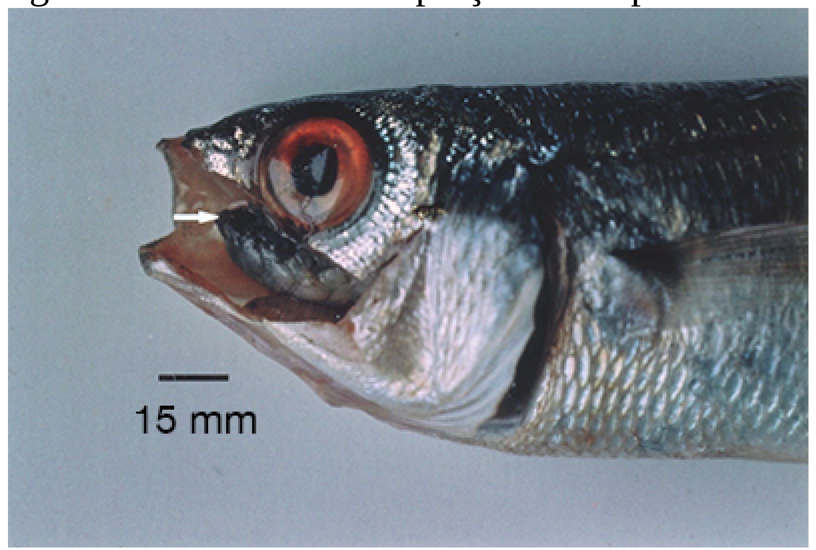


Figure 304. *Boops boops* bogue, cymothoïdose buccale à *Ceratothoa parallela*(Cymothoidae).

La bouche du poisson est incisée pour montrer le parasite (flèche) en situation. Cliché J.P. Trilles.

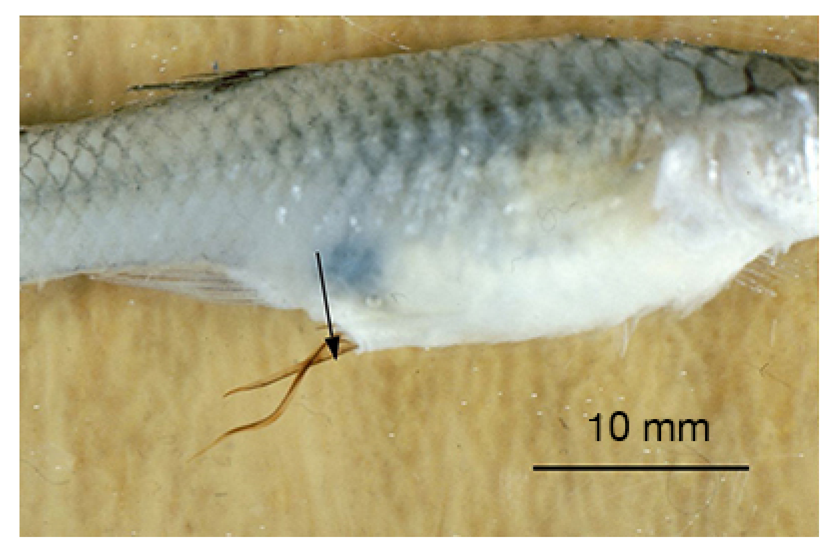


Figure 305. *Poecilia reticulata* guppy, camallanose à *Camallanus* sp. (Camallanidae).

Les helminthes habitent l'intestin postérieur et certains dépassent de l'orifice anal.

À l'ouverture du tube digestif, la présence parasitaire est souvent le seul signe d'une parasitose digestive. Certains parasites connaissent une localisation spécifique : bouche, œsophage, estomac, cæcum, intestin moyen ou rectum. D'autres se rencontreront indifféremment dans l'un ou

l’autre de ces secteurs. Ainsi, rares sont les poissons des écosystèmes naturels qui n’hébergent pas des parasites dans leur tube digestif, par exemple des acanthocéphales. En revanche, pour que l’ancrage de ces vers dans la paroi intestinale induise des lésions irréversibles entraînant des retards de croissance, il faut une intensité d’infestation telle qu’elle reste une exception (Gérard et de Kinkelin, 1971), qui, pour un parasite indigène, nécessite une prolifération des populations d’organismes sources (cas d’anthocéhalose, figure 306).

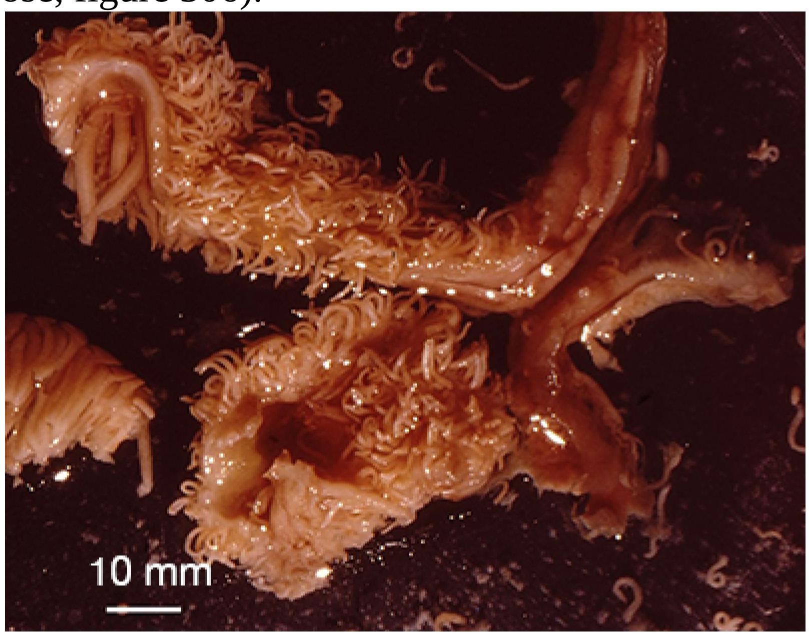


Figure 306. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, acanthocéphalose.

Forte implantation des helminthes en région pylorique ; ce niveau d’infestation constitue un obstacle mécanique au transit intestinal et une spoliation ralentissant, voire arrêtant, la croissance. Cliché M. Dorson.

C’est ainsi, que la présence d’un des nombreux parasites suivants peut être interprétée comme un élément de la biodiversité intestinale des poissons, tant qu’un certain équilibre des peuplements est « respecté » ; peuvent être cités : des ciliés (*Balantidium* spp), des flagellés (*Cryptobia* spp, *Chilomastix* spp, *Spironucleus* spp), des eimériorines [*Goussia* spp, *Eimeria* spp (figures 241 et 307)], des myxosporidies sous leurs formes trophozoïtes, spores et kystes [myxiidés, cératomyxidés, sphérosporidés, chloromyxidés, myxobolidés, tel *Thelohanellus hovorkai*, entéromyxidés, tel *Enteromyxum leei* (figure 308), etc.], des digènes imaginaux (azygiidés, allocréatidés, plagiorchiidés, bucéphalidés, etc.), des cestodes imaginaux (caryophyllidés, bothriocéphalidés, triénophoridés, etc.), des nématodes

imaginaux (capillariidés, anisakidés, anguillicolidés, camallanidés, cystidicolidés, etc.) et nombre d'acanthocéphales.

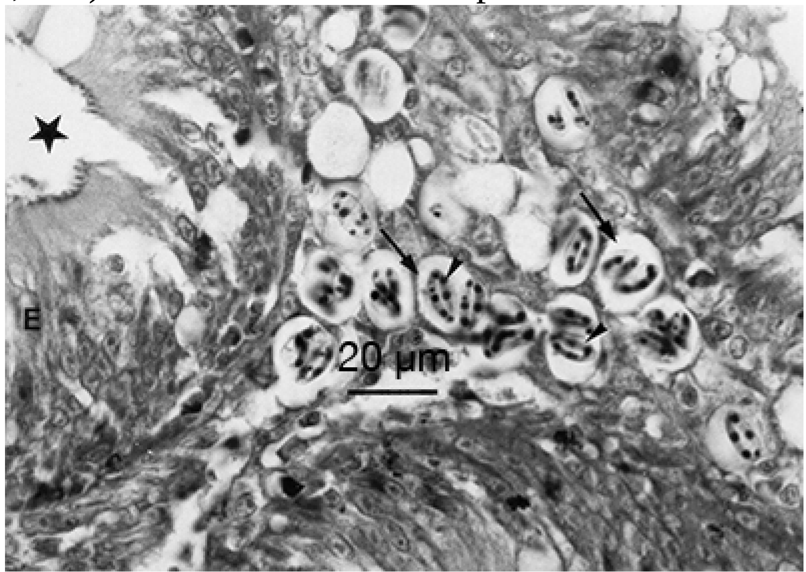


Figure 307. ***Cyprinus carpio*** **carpe, eimériorinose.**

Photomicrographie d'une coupe histologique transversale de la masse intestinale au cours de l'infection, communément appelée coccidiose.

Noter, à gauche, la lumière intestinale (ê) et les entérocytes (E), puis, au centre droit, les oocystes (flèches) contenant les sporozoïtes dans les sporocystes (pointes de flèches). Cliché V. Dyk.

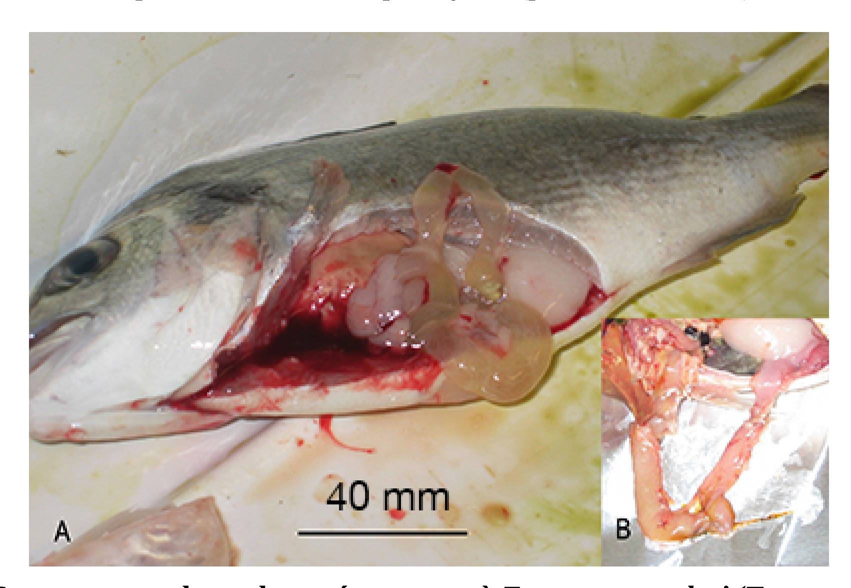


Figure 308. ***Sparus aurata*** **daurade, entéromyxose à** ***Enteromyxum leei*** **(Enteromyxidae).**

A. Intestin gonflé par son contenu liquide issu de l'entérite ; B. Intestin de poisson non infecté. Clichés A. Marquès et C. Sauvegrain.

En présence des facteurs de risque favorisant la maladie (jeune âge, forte densité d’infestation), les signes accompagnant les parasitoses de l’appareil digestif apparaissent. Ce peuvent être des troubles trophiques (inappétence, anémie, amaigrissement, retard de croissance), accompagnés d’entérite avec secrétion muqueuse, tandis que l’examen nécropsique révèle l’atteinte congestive, hémorragique, nécro-hémorragique, voire ulcéreuse de la paroi et l’obstruction éventuelle de l’intestin, ainsi lors de spironucléoses, cryptobioses, eimériorinoses [*Goussia* spp chez des cyprinidés (Kent et Hedrick, 1985), *Eimeria* spp], myxosporidioses [*Enteromyxum leei* chez la daurade (figure 308) ; *Ceratomyxa shasta* chez les salmonidés ouest-américains (figure 309)], monogénoses (*Enterogyrus* spp dans l’estomac de cichlidés), trématodoses, cestodoses (*Caryophylleus fimbriceps* et *Bothriocephalus acheilognathi*, gryporhynchidés chez la carpe), nématodoses et acanthocéphaloses. Ces deux cestodoses à *Caryophylleus* et à *Bothriocephalus*, arrivées d’Asie par translocations de poissons, ont trouvé dans les souches de carpes européennes des hôtes plus sensibles que ceux avec lesquels elles co-évoluaient dans leur région d’origine, d’où la gravité des infestations massives chez les animaux de zones géographiques éloignées des foyers d’origine.

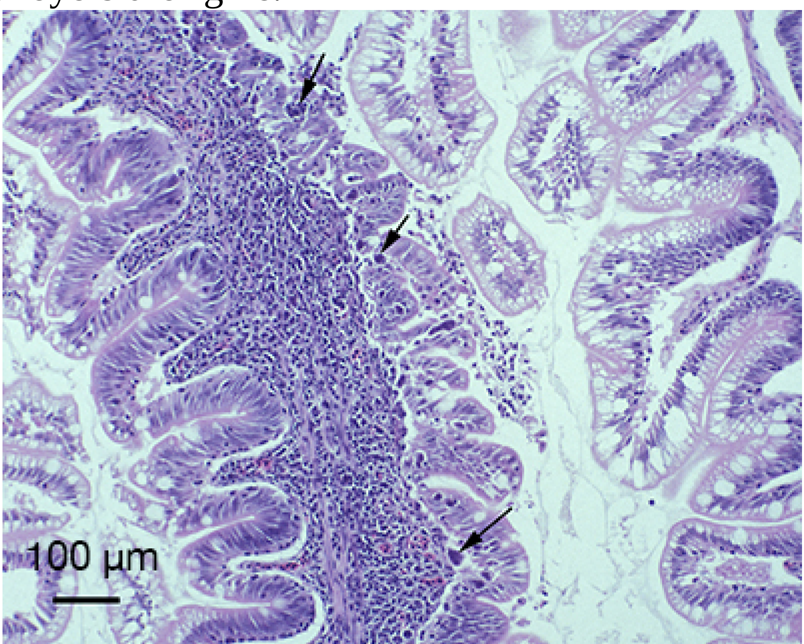


Figure 309. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, cératomyxose à *Ceratomyxa shasta* (Ceratomyxidae).

Photomicrographie d’une coupe histologique de l’intestin montrant la prolifération cellulaire dans la *lamina propria*, le *stratum granulosum* et le *stratum compactum*, qui épaissit l’organe, et les

stades pré-sporogoniques du parasite (flèches).

Par ailleurs, il n'est pas rare d'observer la présence de divers parasites de pouvoir pathogène limité, présents ou non dans l'intestin, et dans l'un ou l'autre de ses prolongements que sont :

- le foie : microsporidies (glugéidés, tétramicridés : *Microgemma* spp,*Loma* spp, *Microsporidium* spp), scuticociliés, eimériorines (*Calyptospora* spp, *Goussia* spp, *Eimeria* spp et autres), flagellés [*Spironucleus* (figures 310 et 311), *Cryptobia*], myxosporidies (chloromyxidés, myxobolidés : *Enteromyxum* spp, *Ceratomyxa* spp), métacercaires de digènes (clinostomidés, didymozoidés, strigéidés, etc…), larves de nématodes et larves plérocercoïdes de quelques cestodes (*Triaenophorus*, figure 312). Les affections hépatiques induisant le ralentissement de la sécrétion biliaire ou la rétention biliaire favorisent l'expression des signes de dysnutrition. Les kystes et granulomes parasitaires hépatiques, associés à une réaction fibreuse, peuvent engendrer l'hépatomégalie et conduire à la régression, voire la destruction du tissu hépatique, encore amplifiée par les enzymes parasitaires ou les substances toxiques issues des parasites. Malgré l'importance des lésions, les conséquences négatives sur l'état des poissons ne sont pas toujours formellement démontrées [cas de la triénophorose hépatique de la perche commune (Kuperman, 1981 ; Brinker et Hamers, 2007)] ;
- la vésicule biliaire peut, dans sa lumière, partager avec le tube digestif, des microsporidies (*Heterosporis* spp, *Pleistophora* spp, *Glugea* spp, *Loma* spp, *Microgemma* spp), des flagellés mastigophores (*Spironucleus* spp), des apicomplexes eimériidés (*Goussia* spp), des myxosporidies (sphéromyxidés, myxidiidés), des larves de cestodes (gryporhynchidés), de nématodes. Par ailleurs, sa paroi peut présenter des kystes de microsporidies ou de myxosporidies, de métacercaires de trématodes ou de larves de nématodes ; il arrive aussi que la paroi présente de petits ulcères traduisant la présence de larves métacestodes de *Gryporhynchus* spp, espèces parasites d'oiseaux ichthyophages ;
- la vessie gazeuse héberge des parasites en général plus spécifiques : sporozoaires eimériidés (*Goussia* spp) et myxozoaires (*Sphaerospora renicola*) localisés dans la paroi (figure 313) ; nématodes localisés soit dans la lumière [*Cystidicola* spp chez les salmonidés (figure 314),

Anguillicoloides (syn *Anguillicola*) spp chez les anguilles (figure 315)], soit dans la sous-séreuse (daniconématidés, philométridés, etc.). Les signes de l'atteinte de la vessie gazeuse peuvent être une altération du maintien de la posture (sphérosporose), mais aussi une anémie nullement pathognomonique lors d'anguillicolose.

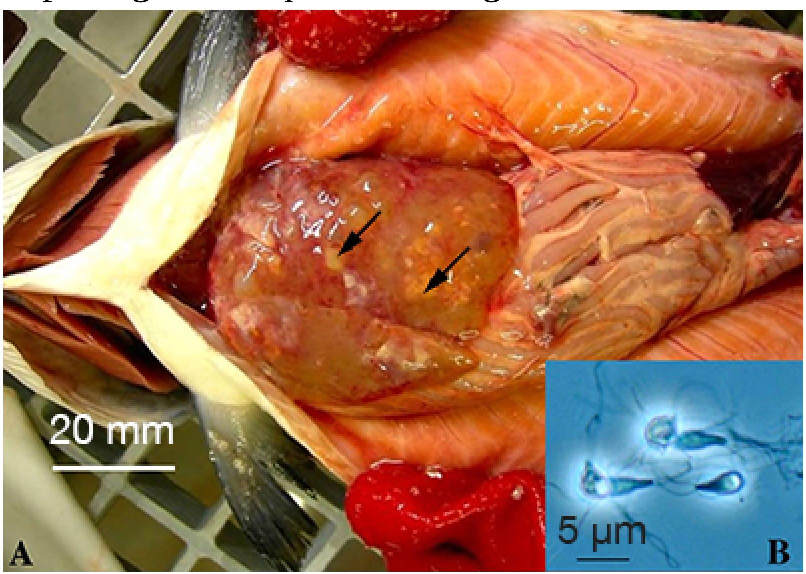


Figure 310. *Salmo salar* saumon atlantique, spironucléose.

A. foie présentant de multiples granulomes (flèches) ; de semblables lésions peuvent aussi exister dans les reins, la rate, la musculature. L'organisme responsable est vraisemblablement *Spironucleus salmonicida*, appelé *S barkhanus* (Hexamitidae) quand la photographie a été prise. B. photomicrographie en contraste de phase du parasite présent dans une préparation fraîche de tissu hépatique infecté. Clichés T. Poppe.

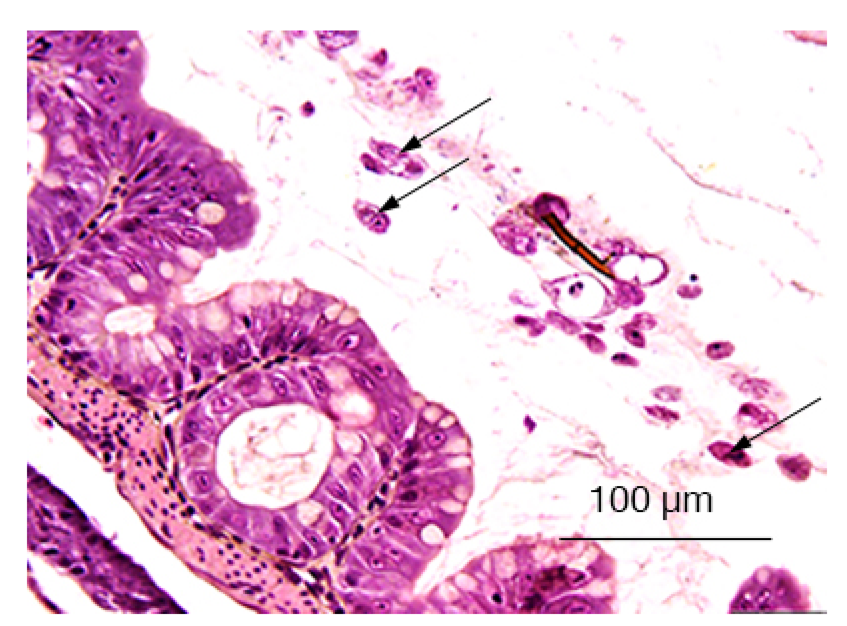


Figure 311. *Salmo trutta* truite commune, spironucléose.

Photomicrographie d’une coupe histologique de l’intestin d’un alevin montrant les cellules parasitaires (flèches).

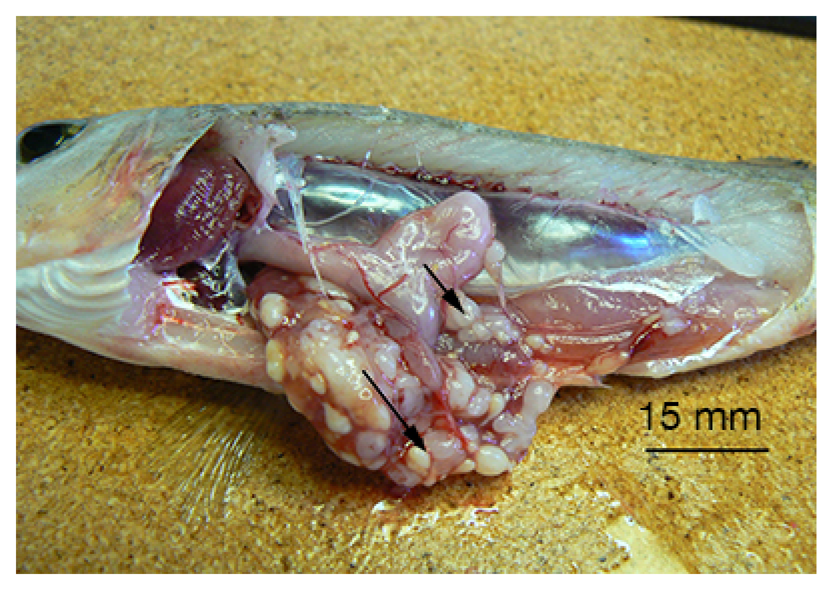


Figure 312. ***Perca fluviatilis*** **perche, triaenophorose.**

Nombreux kystes (flèches) dans les viscères digestifs traduisant une importante infestation par les larves d’un eucestode triaenophoridé. Cliché M. Dorson.

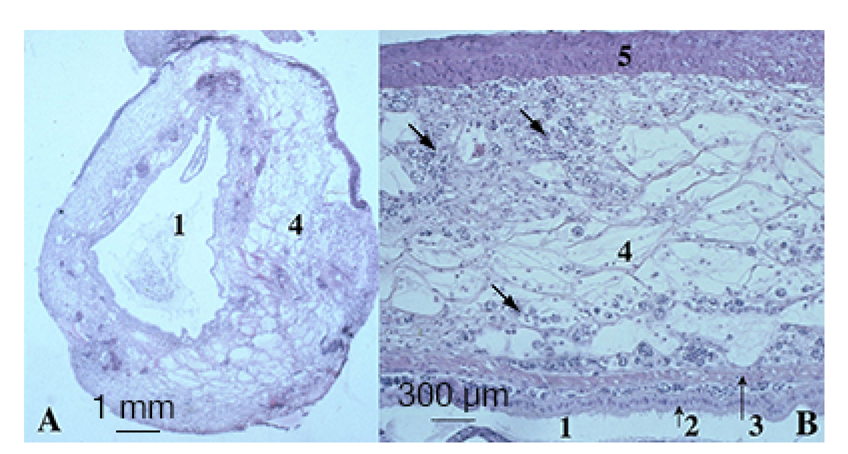


Figure 313. ***Cyprinus carpio*** **carpe, aérocystite engendrée par** ***Sphaerospora renicola*** **(Sphaerosporidae).**

Photomicrographies de coupes histologiques de la vessie gazeuse. A. Vue d’ensemble de l’organe montrant le rétrécissement de sa lumière par la dilatation de la couche conjonctive séparant les couches musculaires. B. Détail de la couche tissulaire dilatée montrant les stades pré-sporogoniques du parasite (flèche) ; 1, lumière ; 2, épithélium ; 3, couche musculaire ; 4, couche conjonctive ; 5, couche musculaire. Clichés W. Körting.

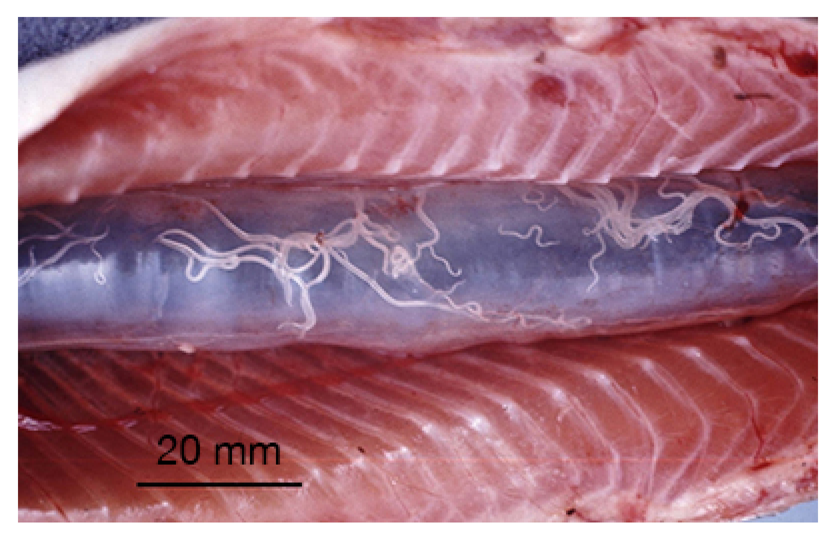


Figure 314. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, cystidicolose.

De nombreux *Cystidicola farionis* (Cystidicolidae) infestent la vessie gazeuse.

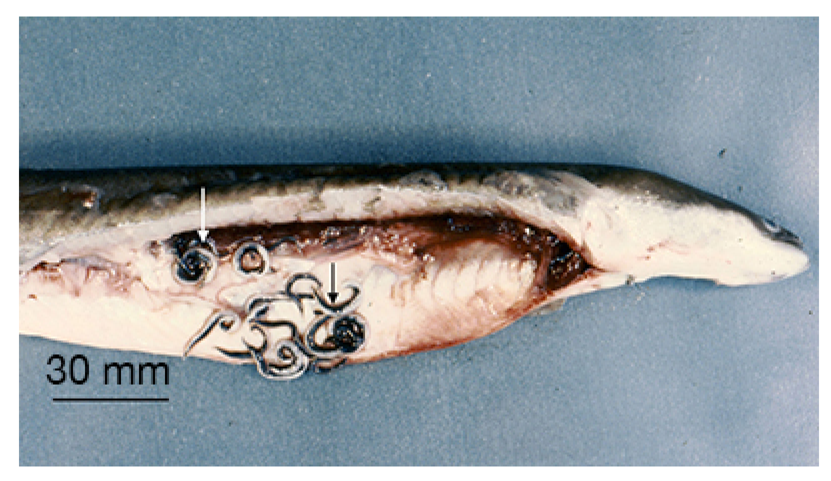


Figure 315. *Anguilla anguilla* anguille européenne, anguillicolose à *Anguillicola crassus* (Anguillicolidae).

L'incision de la vessie gazeuse a libéré les nombreux helminthes qu'elle contenait ; ces derniers apparaissent de couleur brun noir du fait de leur hématophagie.

Les affections du système circulatoire

Les parasites rencontrés dans le système circulatoire peuvent être spécifiques de ce système et affecter l'un ou l'autre de ses compartiments (paroi et/ou lumière du cœur, cavité péricardique, artères ou veines, cellules sanguines, érythrocytes et globules blancs) ou se trouver en transit, le plus souvent au stade immature et, ainsi, se rencontrer en tous points de l'individu. Parmi les éléments parasitaires rencontrés, il convient de citer :

des microsporidies [*Loma* spp, *Kabatana* spp, *Nucleospora salmonis* (figure 316)], des flagellés (*Spironucleus* spp, *Cryptobia* spp, *Trypanosoma* spp), des scuticociliés (au niveau de la rate), des apicomplexes (dans les éléments figurés), des myxozoaires [*Sphaerospora renicola* (figure 317), *Tetracapsuloides bryosalmonae*], des digènes [sanguinicolidés au stade œufs, larves et adultes et d'autres, comme *Apatemon gracilis*, *Ichthyocotylurus erraticus*, au stade larve ou adulte, associés à des cardiomégalies et des obturations vasculaires (figure 318)], des cestodes (larve de *Diphyllobothrium dendriticum*), des nématodes (larves et/ou adultes de philométridés, daniconématidés, guyanémidés) et des crustacés (copépodes, pennellidés). Parmi les parasites en migration, citons les stades mérogoniques de *Loma salmonae* ou des stades matures charriés par le sang ou implantés dans les tissus (parois des vaisseaux ou tissus sous-jacents).

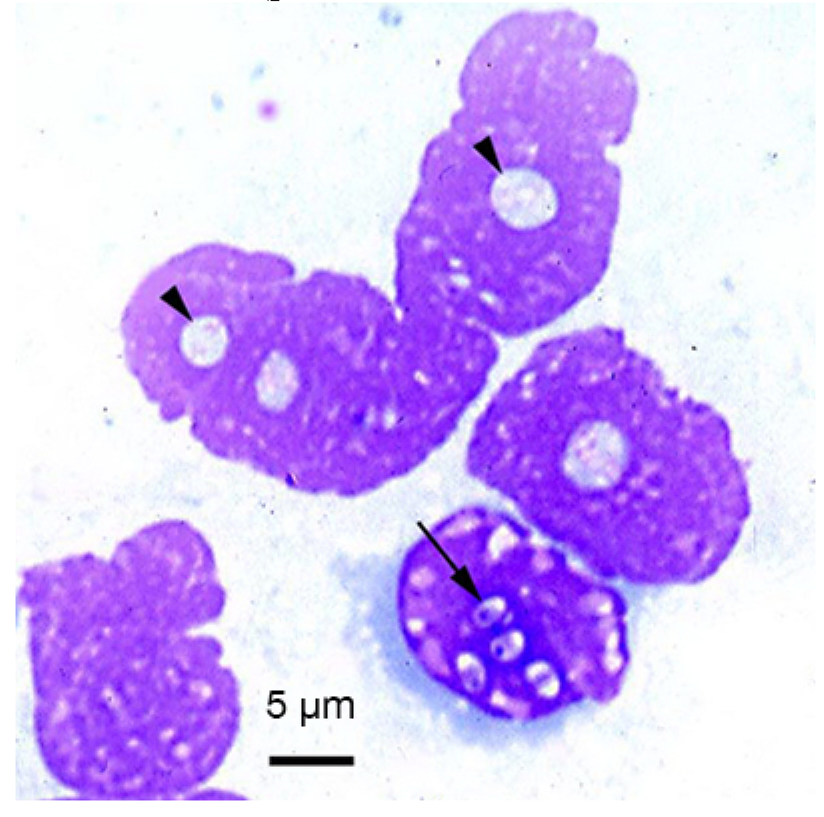


Figure 316. *Oncorhynchus tshawytscha* saumon Chinook, nucléosporose.

Photomicrographie de leucocytes purifiés issus de l'interstitium rénal montrant les stades mérogoniques (pointe de flèche) et les spores (flèche) de *Nucleospora salmonis* (cytocentrifugation, suivie de la coloration de May-Grünwald-Giemsa).



Figure 317. *Cyprinus carpio* carpe, sphaerophorose à *Sphaerospora renicola* (Sphaerosporidae).

Photomicrographie d'un frottis sanguin montrant un stade pré-sporogonique circulant de la myxosporidie, sous la forme du plasmode (flèche), appelé « cellule de Csaba ». Cliché W. Körting.

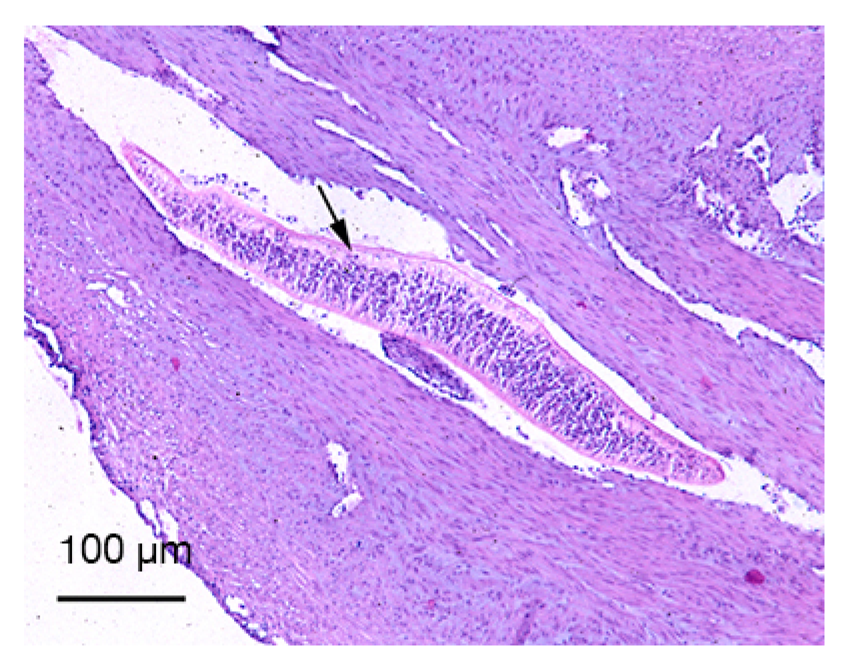


Figure 318. *O. mykiss* truite arc-en-ciel, sanguinicolose à *Sanguinicola davisi* (Sanguinicolidae).

Photomicrographie d'une coupe histologique du cœur (bulbe artériel) montrant le digène adulte (flèche) dans la lumière.

Divers signes traduisent les parasitoses affectant le système circulatoire : baisse d'activité, retard de croissance, anémie, ascite et œdèmes ; lors de localisation cardiaque, des hypertrophies du *bulbus arteriosus* et des

hémorragies dans la cavité péricardique s'observent fréquemment, par exemple, lors de l'implantation de *Cardiodectes* (figure 217) et de *Lernaeocera* dans le cœur ou les vaisseaux des poissons marins (Guillaume *et al.,* 1985). L'anémie et l'asthénie se rencontrent également, accompagnées d'hémorragies, d'œdèmes et de splénomégalie lors de cryptobiose à *C. salmositica*, de tétracapsuloïdose à *T. bryosalmonae* (figure 319) et de nucléosporose à *N. salmonis* (figure 320). Des cardiopathies peuvent survenir, conduisant à des arrêts cardiaques. Aux signes précédents, peuvent s'ajouter des anomalies hématologiques affectant la cytologie et la biologie sanguines qui peuvent, d'ailleurs, exister dans des parasitoses autres que celles purement sanguines. Hors les signes cliniques, le parasitisme de l'appareil circulatoire est, le plus souvent, silencieux et se révèle à la faveur d'examens hématologiques (parasitémie) ou nécropsiques.



Figure 319. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, tétracapsuloïdose à *Tetracapsuloides bryosalmonae* ex-PKD (Saccosporidae).

Par rapport au poisson normal (en haut), noter chez le malade (en bas) : la splénomégalie (S), la néphromégalie (+) dues à la prolifération des éléments de l'interstitium (voir figure 331), les décolorations branchiales, cardiaque et hépatique témoignant d'un état anémique (flèches), et l'exophtalmie (flèche épaisse) résultant de l'œdématose généralisée.



Figure 320. *Oncorhynchus tshawytscha* saumon chinook, nucléosporose à *Nucleospora salmonis* (Enterocytozoonidae).

Viscèromégalie bien visible sur l'intestin (pointe de flèche noire), la rate (flèche blanche) et, à un moindre degré, les reins. Cliché J. Groff.

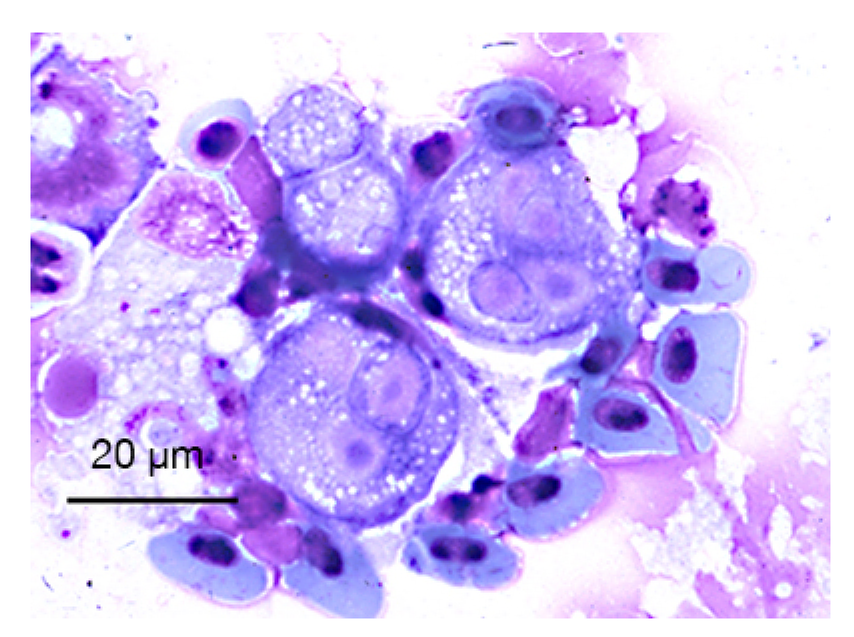


Figure 321. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, tétracapsuloïdose.

Photomicrographie d'une empreinte de tissu rénal colorée (May-Grünwald - Giemsa) montrant *T. bryosalmonae* sous la forme d'un organisme plurinucléé. Cet organisme, qui représente un stade extrasporogonique du parasite, était appelé « PKX » avant que sa nature ne fût connue. Il est formé de cellules emboîtées, comme le montre la microscopie électronique (figure 117).

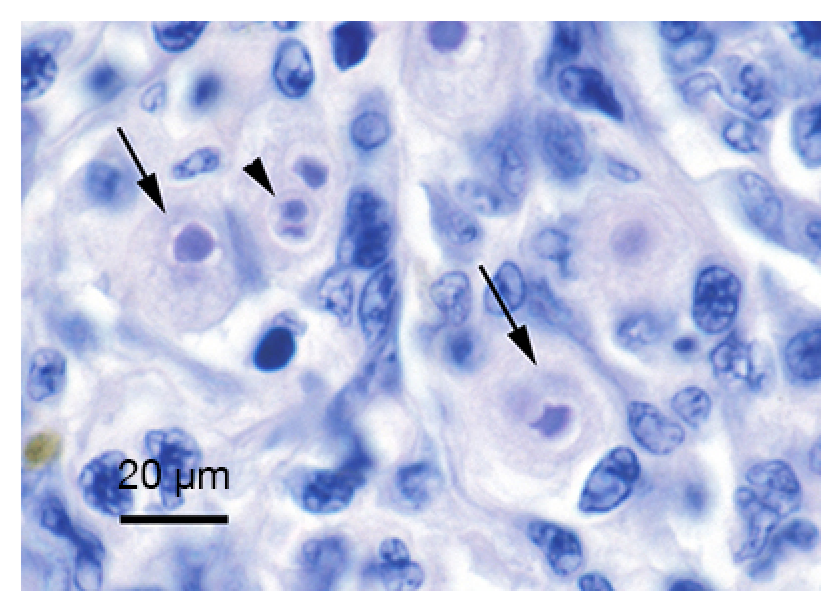


Figure 322. ***Oncorhynchus tshawytscha*** **saumon chinook, tétracapsuloïdose.**

Photomicrographie d'une coupe histologique d'un rein montrant les stades extrasporogoniques du parasite dans l'interstitium : cellule primaire (flèche), cellule secondaire (pointe de flèche).

Les affections du système excréteur

Les parasites atteignent l'appareil excréteur soit par migration à travers le corps du poisson, soit par voie sanguine, soit par cheminement rétrograde à partir de l'orifice urinaire, soit par voie transcutanée comme quelques copépodes pennellidés du genre *Peroderma* (figure 323). Le parasitisme de ce système peut en concerner l'intégralité, mais aussi ne se localiser que sur telle ou telle portion, sans préjudice de tous les parasites du système sanguin qui peuvent se rencontrer dans les capillaires du système urinaire [*Trypanosoma* spp (figure 79) et *Cryptobia* spp (figure 86), stades circulants de *Sphaerospora elegans* (figure 324), œufs de *Sanguinicola* spp (figure 325), etc.]. En eau douce, quand les facteurs de risque conduisent à la maladie, l'infestation se traduit par des œdèmes et de l'ascite, accompagnés d'hémodilution. En eau de mer, on assiste à une hémoconcentration et les tissus du poisson tendent à se « dessécher ». Tout le long du système urinaire, les parasites se rencontrent sous différentes formes : libres, plasmodes, granulomes ou kystes qui sont susceptibles d'engendrer des tuméfactions.

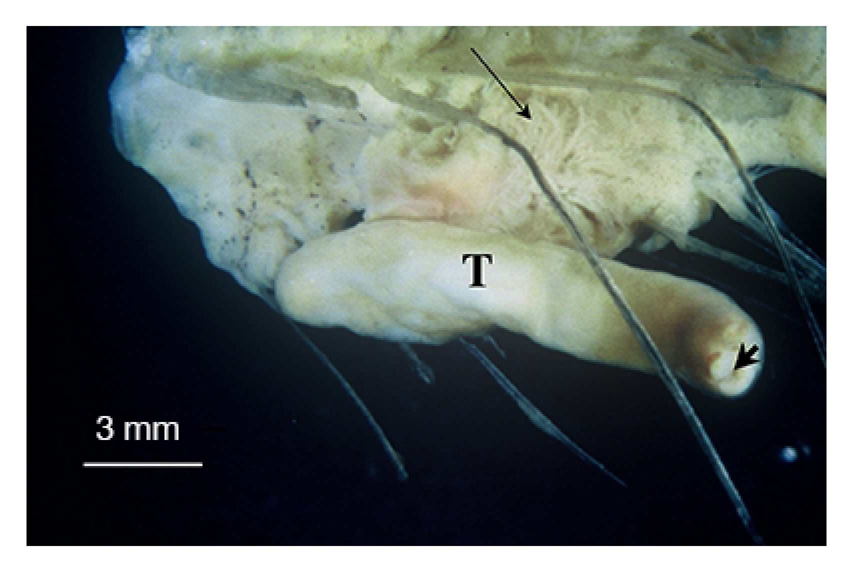


Figure 323. ***Sardina pilchardus*** **sardine, pérodermose.**

Pièce anatomique conservée dans le formol montrant le copépode *Perodermacylindricum* (Pennellidae) occupant le plafond de la cavité abdominale et dont les rhizoïdes céphaliques (flèche) sont implantés dans les reins ; pointe de flèche, insertion des sacs ovigères sectionnés ; T, tronc.

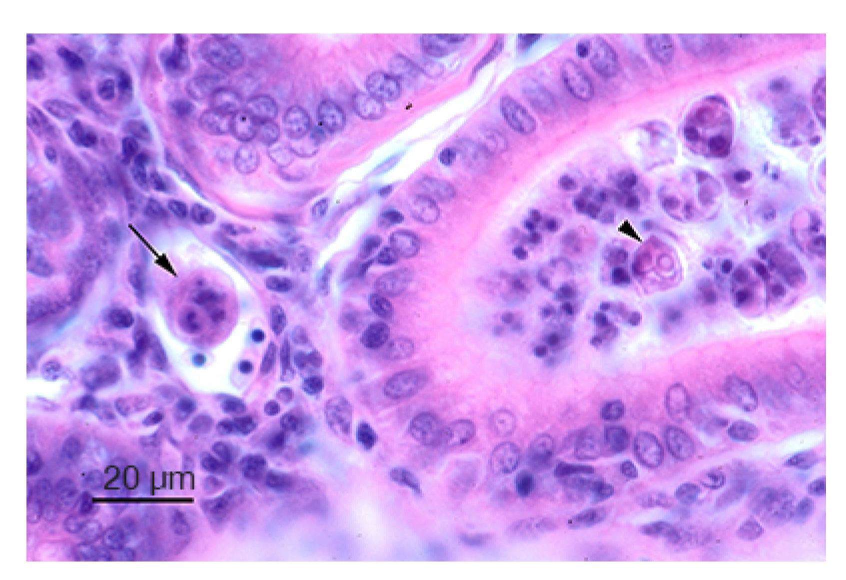


Figure 324. ***Gasterosteus aculeatus*** **épinoche, sphaerosporose à** ***Sphaerospora elegans*** **(Sphaerosporidae).**

Photomicrographie d'une coupe histologique montrant l'infection rénale d'un individu par les stades pré-sporogoniques dans un vaisseau sanguin (flèche) et les stades sporogoniques et spores dans un tubule urinaire (pointe de flèche).

Figure 325. ***Rutilus rutilus*** **gardon, sanguinicolose.**

A. Photomicrographie d'une coupe histologique montrant des granulomes consécutifs à l'obstruction de la lumière de vaisseaux sanguins (flèches) du parenchyme rénal par des œufs

embryonnés d'un sanguinicolidé (flèches). B. Photomicrographie d'œufs embryonnés (pointes de flèches) dans une préparation fraîche de rein.

C'est ainsi qu'il est possible d'observer dans ces structures, aussi bien des protistes [microsporidies : *Nucleospora* (figure 320), *Glugea* spp ; ciliés : scuticociliés, cause d'inflammation discrète ; flagellés : *Spironucleus* spp à l'origine de nécrose de la structure rénale (figure 326) ; apicomplexes : *Goussia spraguei* dont la présence occasionne la formation de petits nodules dans les tubules urinaires, *Haemogregarina* spp] ; des myxosporidies [*Sphaerospora renicola*, source de foyers de nécrose dans l'interstitium rénal, *Hoferellus carassii* qui entraîne des mortalités consécutives à une hyperplasie du rein (figures 327 et 328), *Parvicapsula minibicornis* (figure 329)] ; une malacosporidie [*Tetracapsuloides bryosalmonae*, facteur d'une forte hypertrophie du rein par néphrite interstitielle granulomateuse, cause de forte mortalité chez les truitelles arc-en-ciel (figures 319, 321, 322, 330 et 331)] ; des monogènes (ancyrocéphalidés provoquant des inflammations des tubules, de la vessie urinaire et déposant des œufs dans l'interstitium) ; de nombreux digènes (figure 332) ; des nématodes au stade larvaire ou adulte, mais sans conséquences majeures et, enfin, quelques copépodes [pennellidés du genre *Peroderma* qui atteignent le rein (figure 323) et la veine cave par voie transcutanée (Becheikh *et al.*, 1997)].

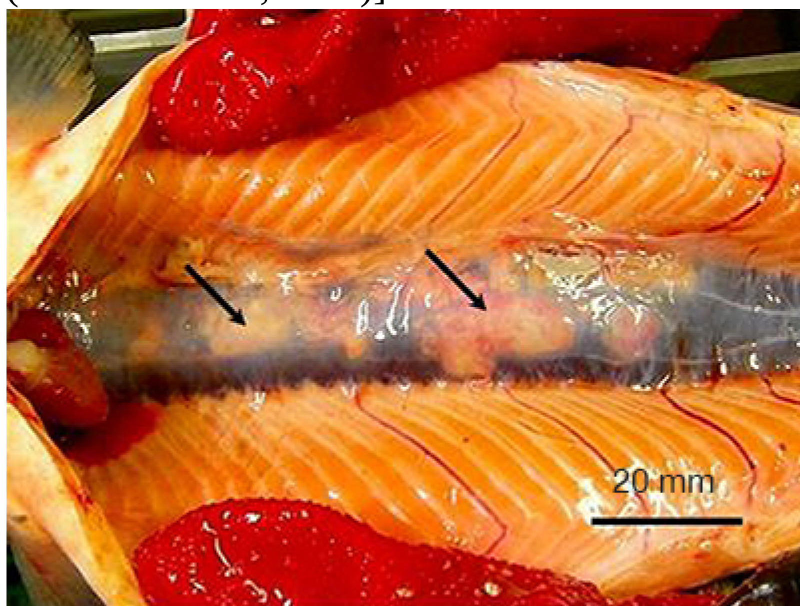


Figure 326. ***Salmo salar*** **saumon atlantique, spironucléose.**

Granulomes visibles à la surface du rein dans lequel ils s'étendent en profondeur. Cliché Poppe ; voir également figure 311.

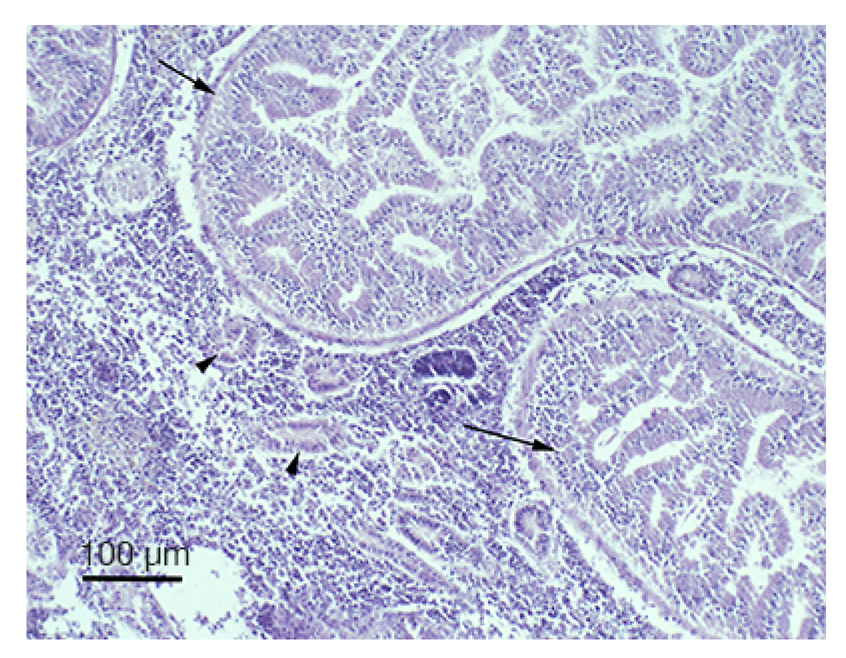


Figure 327. *Carassius auratus* carassin, hoferellose à *Hoferellus cyprini* (Sphaerosporidae).

Photomicrographie d'une coupe histologique de reins polykystiques issus d'un cas clinique : noter les tubules polykystiques (flèches) et les tubules normaux (pointes des flèches).

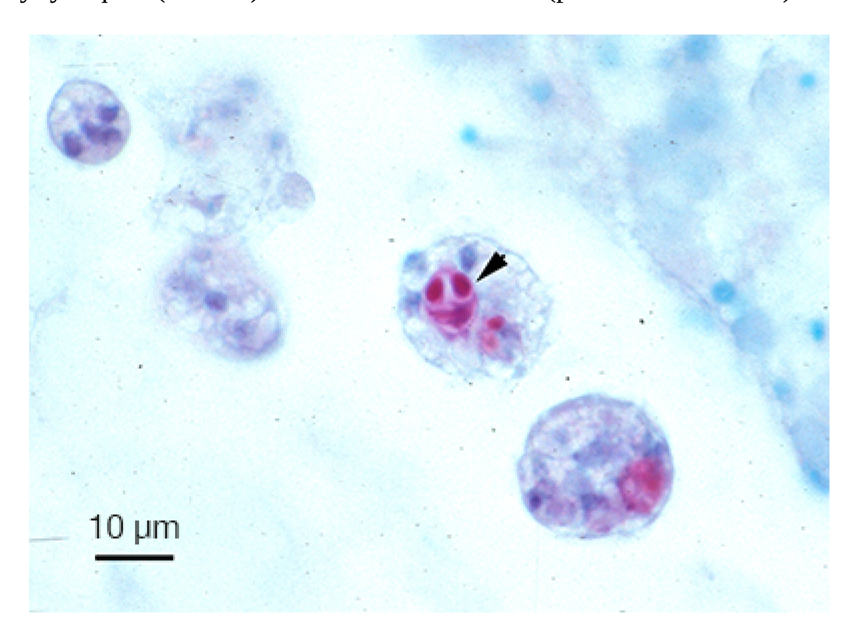


Figure 328. *Cyprinus carpio* carpe koï, hoferellose.

Photomicrographie d'une coupe histologique d'un tubule urinaire contenant des pansporoblastes dont l'un renferme une spore (pointe de flèche) d'*Hoferellus cyprini* (coloration de Ziehl).

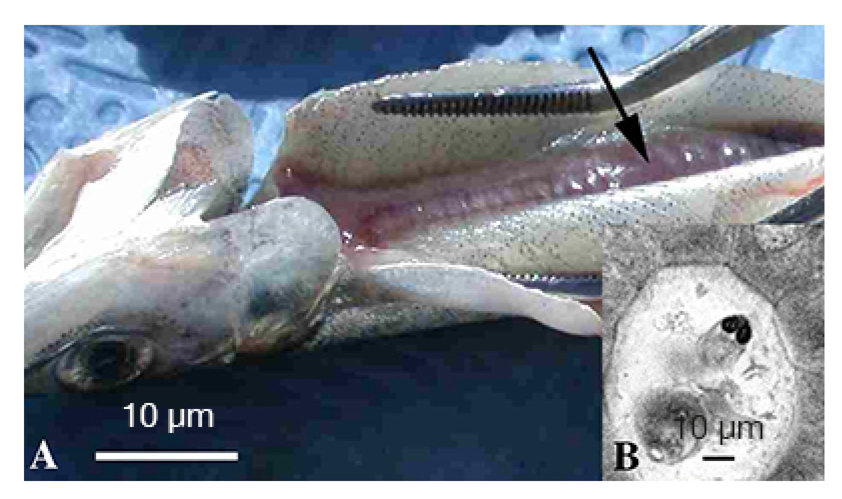


Figure 329. ***Oncorhynchus tshawytscha*** **saumon chinook, parvicapsulose rénale à** ***Parvicapsula minibicornis*** **(Parvicapsulidae).**

A. néphromégalie marquée du rein postérieur (flèche) et plus discrète au niveau du rein antérieur. B. photomicrographie d'une coupe de rein infecté montrant une spore de *P. minibicornis* avec ses 2 capsules polaires bien visibles, dans un tubule urinaire. Clichés S. Foot.



Figure 330. ***Oncorhynchus mykiss*** **truite arc-en-ciel, tétracapsuloïdose à** ***T. bryosalmonae*** **(Saccosporidae).**

Examen nécrosique d'un poisson malade (voir figure 320) présentant une très importante néphromégalie (flèches) et une splénomégalie (pointe de flèche) justifiant l'appellation originelle de *proliferative kidney disease* ou PKD.

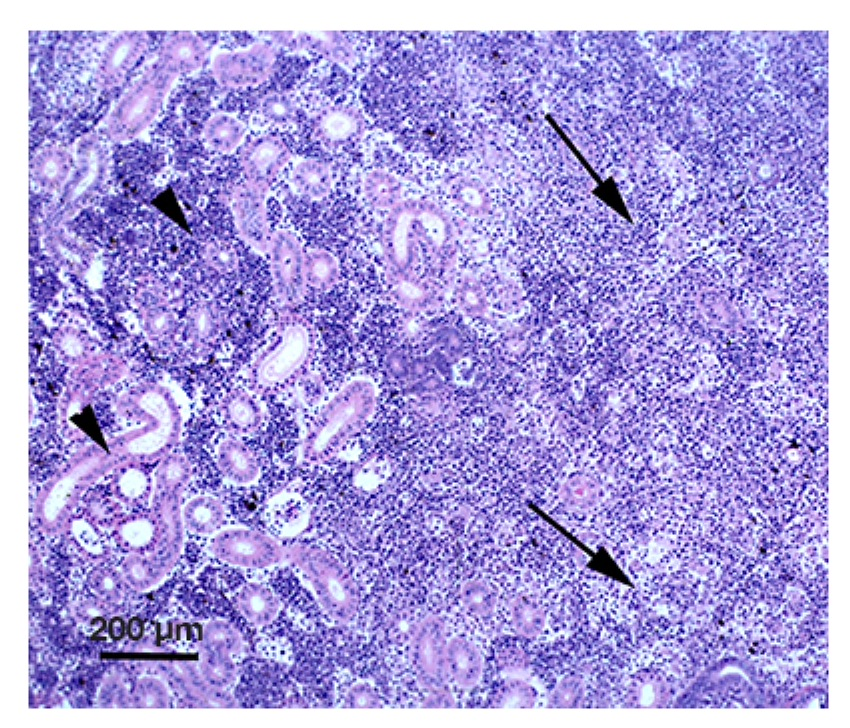


Figure 331. ***Oncorhynchus mykiss*** **truite arc-en-ciel, tétracapsuloïdose.**

Photomicrographie d’une coupe histologique du rein montrant la transition entre le tissu normal riche en tubules (pointes de flèches) et le tissu infecté dans lequel les tubules ont pratiquement disparu, remplacés par une prolifération de leucocytes (flèches).



Figure 332. ***Oncorhynchus mykiss*** **truite arc-en-ciel** ***steelhead*****, nanophyétose.**

Photomicrographie d'une préparation fraîche de parenchyme rénal montrant une métacercaire enkystée de *Nanophyetus salmincola* (Nanophyetidae).

Les affections du système reproducteur

Les gonades sont le microhabitat définitif de certains parasites et aussi le site de transit de certains autres en migration dans le corps du poisson. De plus, le parasitisme peut aussi atteindre les gamètes et les ovocytes. L'état général des poissons n'est généralement pas altéré, mais une diminution, voire la disparition de la fertilité résultant d'une castration parasitaire sont possibles. L'étiologie parasitaire se révèle à l'autopsie ou lors de l'examen des pontes.

La plupart des parasites évoqués précédemment sont susceptibles de se trouver dans le stroma gonadique à différents stades de leur développement : larves de digènes, de cestodes ou de nématodes, et nématodes adultes. Cependant, en fonction des facteurs de risque, avec certains protistes et certaines myxosporidies, l'infection peut s'intensifier et se traduire par des lésions gonadiques. C'est le cas pour certaines microsporidies [*Ovipleistophora ovariae* chez le golden shiner (Phelps et Goodwin, 2008) et *Loma salmonae* chez le saumon chinook et la truite arc-en-ciel (Kent et Speare, 2005)] ; pour certains apicomplexes (*Eimeria sardinae* chez les clupéidés) ; pour des scuticociliés (*Miamiensis avidus* chez le bar, figure 333) ; pour des myxosporidies (*Sphaerospora testicularis*, *S. ovophila*). Ces parasites envahissent plus ou moins les gonades, provoquant une prolifération des épithéliums et du tissu conjonctif. Il en résulte, soit une transmission verticale de l'infection, démontrée pour *Ovipleistophora* spp (Pekkarinen *et al.*, 2002), et jugée probable pour *Loma salmonae* (Kent et Speare, 2005), soit une transmission par cohabitation, par le milieu.

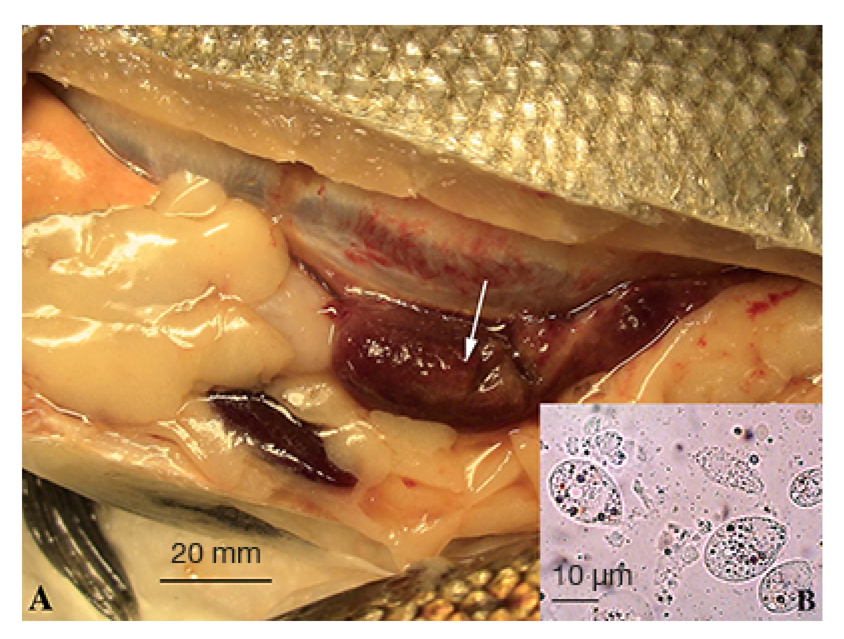


Figure 333. *Dicentrarchus labrax* bar, scuticociliose.

A. Testiculomégalie due à une infection par scuticocilié, vraisemblablement *Miamiensis avidus.* Cliché P. Daniel, SAVU. B. Photomicrographie de trophontes parasitaires observés dans les tissus du bar précédent. Cliché J.C. Raymond.

L'infection intraovocytaire se produit aussi avec le dinoflagellé *Ichthyodinium chabelardi* (figure 334) chez le maquereau (Meneses *et al.*, 2003), et avec le cnidaire *Polypodium hydriforme* (figures 335-337) chez les acipensériformes (Raikova, 1994). Cette infection se prolonge par celle des œufs, provoquant des mortalités embryonnaires.

Quant aux pontes, elles peuvent être colonisées par des amibes, des ciliés sessilides, comme les épistyles ou faire l'objet d'une prédation par les sangsues.

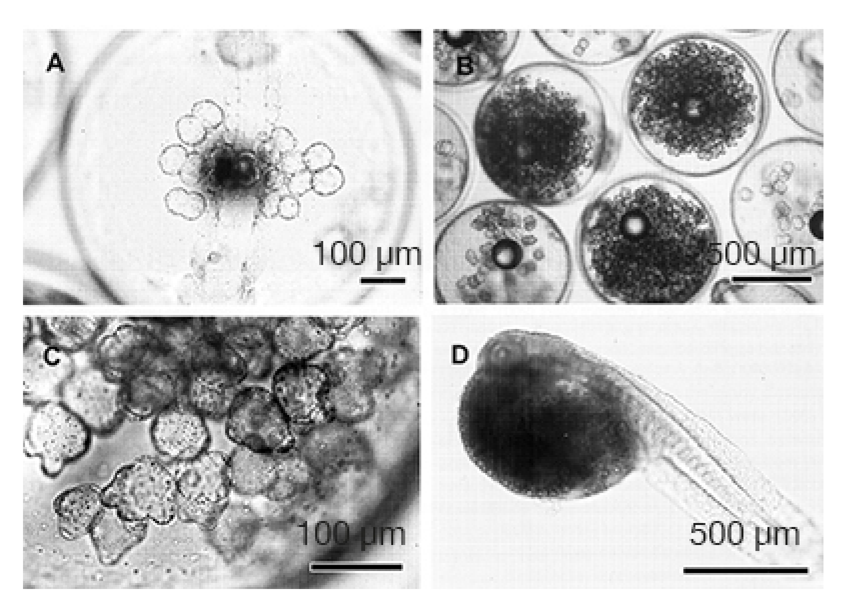


Figure 334. *Plectropomus leopardus* saumoné léopard, ichthyodiniose.

Photomicrographies de l'infection par *Ichthyodinium* sp. (Syndiniales) en microscopie photonique. Mori *et al.,* 2007. A. Schizontes dans la vésicule ombilicale 15 heures après la fécondation. B. Diverses densités d'infection d'un lot d'œufs 20 heures après la fécondation. C. Schizontes dans la vésicule ombilicale 20 heures après la fécondation. D. Larve éclose dont la vésicule ombilicale est remplie de schizontes.

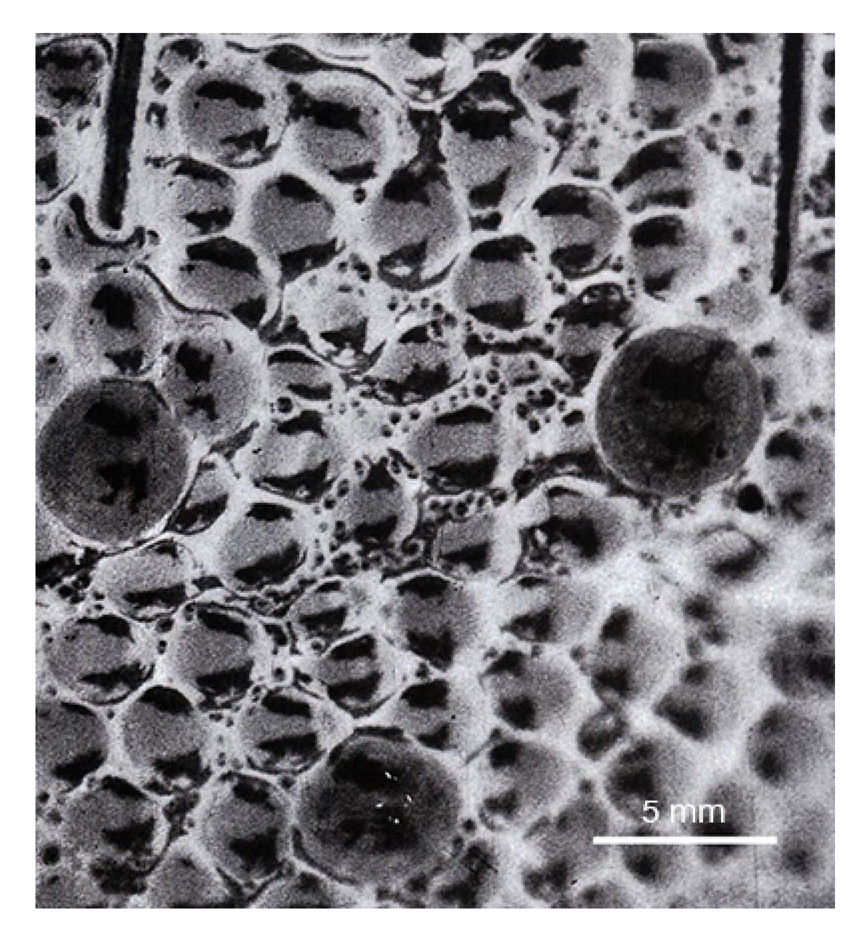


Figure 335. ***Acipenser ruthenus*** **sterlet, ovocytes infectés par** ***Polypodium hydriforme*****.**

Les 3 ovocytes les plus gros parmi les ovocytes normaux hébergent le parasite.

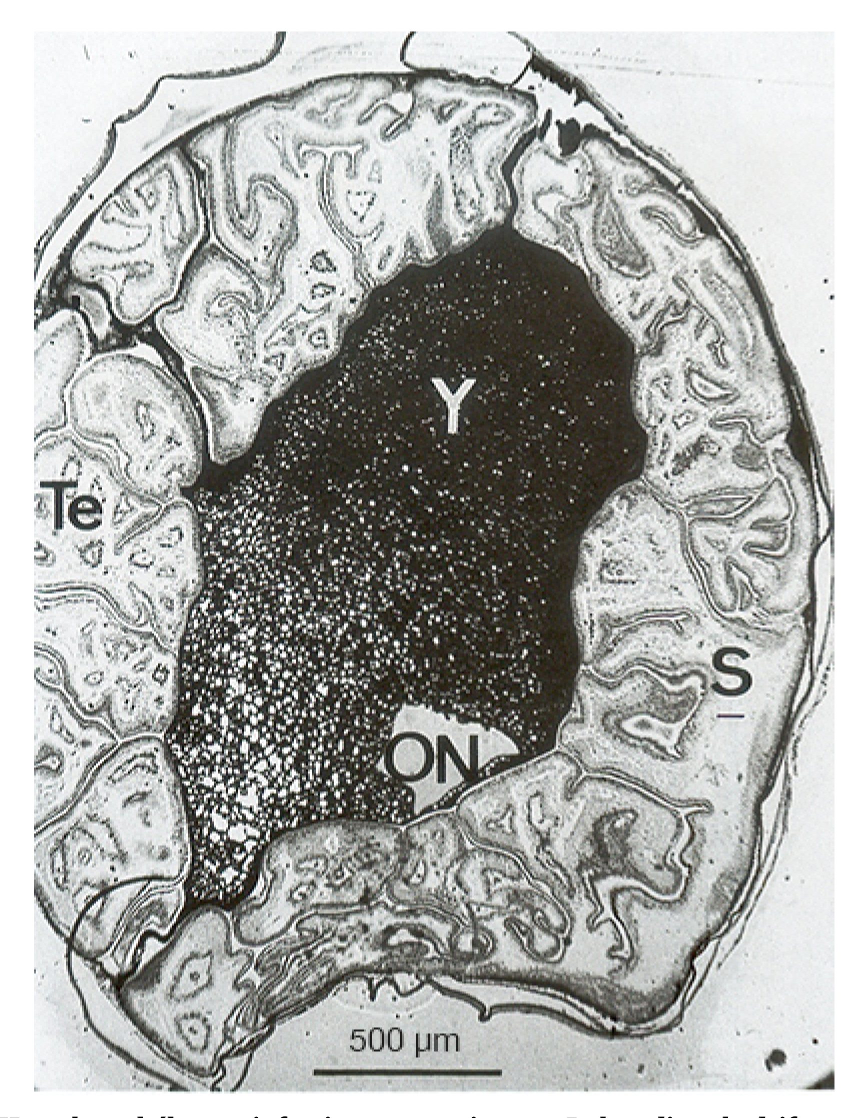


Figure 336. ***Huso huso*** **bélouga, infection ovocytaire par** ***Polypodium hydriforme.***

Photomicrographie d'une coupe histologique d'un ovocyte infecté. Cliché Raikova, 1994.

ON, noyau de l'ovocyte ; S, stolon, Te, tentacules ; Y, vitellus.

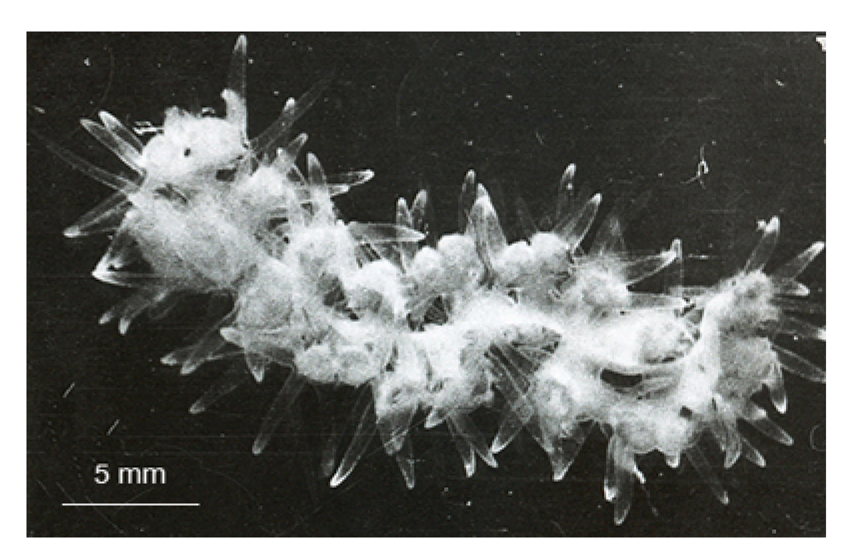


Figure 337. Stolon de *Polypodium hydriforme* libre dans l'eau après émergence d'un ovocyte infecté.

Les affections du squelette

Quand elles parviennent au stade clinique, les affections du squelette se traduisent par des troubles de la locomotion, de l'équilibre ou de la respiration, ainsi que par des déformations corporelles résultant de la chondrolyse du squelette, y compris les arcs branchiaux (cf. ci-dessus : les affections de la sphère branchiale), résultant de l'action des enzymes parasitaires combinée à une régénération défectueuse. Les parasites impliqués dans les affections du squelette sont des myxosporidies, des digènes et des isopodes.

Myxosporidies

Au moins une douzaine de myxobolidés sont concernés, principalement des *Myxobolus*, mais aussi quelques *Henneguya*. Le plus connu, *M. cerebralis*, provoque, chez les salmonidés sensibles, des troubles locomoteurs, le « tournis », un mélanisme du pédoncule caudal (figure 338) et, finalement, des déformations irréversibles du corps (figure 339). *M. buckei*, plus récemment découvert chez de jeunes cyprinidés du sud de l'Angleterre (gardon, chevesne et brème), provoque des destructions vertébrales engendrant une compression corporelle longitudinale qui raccourcit leur corps et provoque des mortalités (Longshaw *et al.*, 2003).



Figure 338. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, myxobolose à *Myxobolus cerebralis* (Myxobolidae).

Signes cliniques de la maladie : mélanisme du pédoncule caudal et tournis.



Figure 339. *Oncorhynchus mykiss* truite arc-en-ciel, myxobolose à *M. cerebralis.*

Séquelles chez une truite adulte : déformations crâniennes, brachygnathisme et scoliose.

Digènes

L'attaque des cartilages peut être le fait de métacercaires d'hétérophyidés, principalement. Ainsi un *Apophallus* sp., accompagné d'un *Myxobolus* sp., se trouve-t-il associé dans la destruction de cartilages vertébraux entraînant la déformation de la colonne vertébrale de plusieurs cyprinidés (Kent *et al.*, 2004). De même, *Centrocestusformosanus,* en attaquant l'armature

cartilagineuse des filaments branchiaux, provoque, en retour, des processus de prolifération du cartilage qui en modifient la forme. Cette atteinte engendre des pertes, surtout chez les jeunes sujets, soit par mortalité, soit par retard de croissance du fait de l'altération de l'appareil respiratoire des poissons atteints (Mitchell *et al.,* 2005).

Isopodes cymothoïdés

L'infestation par certains de ces organismes peut, entre autres conséquences, entraîner des atrophies d'organes par destruction des cartilages, et même de l'os. C'est le cas lors de colonisation linguale par *Ceratothoa oestroides* (Romestand et Trilles, 1977b).

Les affections du système nerveux central

Les affections du système nerveux se traduisent par des troubles de l'équilibre, du tournis, des torsions (scoliose, xyphose, lordose) et des courbures corporelles latérales, avec une possible issue mortelle, ainsi que par des comportements augmentant les risques de prédation. De telles anomalies s'observent lors de parasitisme du système nerveux central ou périphérique, mais aussi lors d'atteinte parasitaire du squelette [cf. *Myxobolus cerebralis* (figure 339)]. La présence de parasites dans le système nerveux *sensu lato* n'est pas toujours associée à des symptômes et à des lésions ; ainsi, certaines microsporidies [*Pseudoloma* spp, *Spraguea lophii* (figure 340)] et myxosporidies sont mises en évidence dans le cerveau et/ou dans les ganglions nerveux sans conséquence visible sur les poissons parasités.

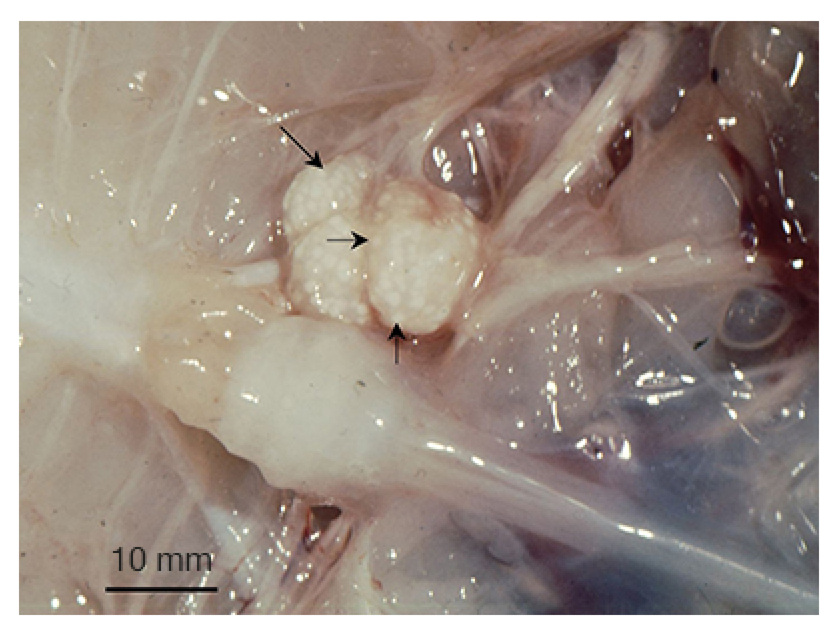


Figure 340. ***Lophius piscatorius*** **lotte, spraguéaose à** ***Spraguea lophii*** **(Spragueidae).**

Gangliomégalie (flèche) due à la formation de xénomes renfermant un grand nombre de spores. Cliché L. Euzet.

À l'inverse, d'autres parasites s'avèrent pathogènes, surtout lorsque les facteurs de risque leur sont favorables, soit en tant qu'agents spécifiques de ce système, soit lors d'infections systémiques (scuticociliés, *Spironucleus* spp, par exemple). Parmi les plus spécifiques, l'on peut retenir des myxosporidies et des digènes.

Myxosporidies

Parmi les myxobolidés, se rencontrent *Myxobolus sandrae*, à l'origine de courbure de la colonne vertébrale chez la perche, *Perca fluviatilis* (Lom *et al.*, 1991) ; *M. encephalicus* qui, localisé dans les capillaires cérébraux, provoque des foyers anoxiques associés à une nage en rond et à des troubles de l'équilibre ; *M. acanthogobii* (syn. *M. buri*) qui développe des kystes dans le *tectum opticum* et à la surface du bulbe olfactif, provoquant de la lordose (Yokohama *et al.*, 2005). Quelques kudoïdés ont été décrits comme responsables de troubles nerveux, entre autres, *Pentacapsula neurophila* (figure 113), agent de méningo-encéphalites granulomateuses chez *Latris lineata* (Grossel *et al.*, 2003) et *Septemcapsula yasunagai* (Shirakashi *et al.*, 2012). Les études phylogénétiques modernes (Grossel, 2005 ; Burger *et*

al., 2007 ; Gleeson *et al.,* 2010 ; Burger et Adlard, 2010) conduisent à regrouper plusieurs multivalvulides dans le seul genre des *Kudoa.*

Digènes

Plusieurs digènes voient leurs métacercaires infecter le système nerveux central, mais seuls certains d'entre eux sont associés à des troubles locomoteurs : tournis (Kimura et Endo, 1979) et oscillations induites par *Cardiocephaloides (Cardiocephalus) longicollis* chez *Diplodus annularis* (Osset *et al.,* 2005) ou par l'association *C. longicollis* / *Galactosomum timondavidi* chez d'autres *Diplodus* (Bartoli et Boudouresque, 2007), qui se traduisent par des reflets attractifs pour les oiseaux prédateurs ; comportements erratiques de nage en dehors des niveaux d'eau habituels, pouvant favoriser la prédation des poissons parasités, comme dans le cas d'*Euhaplorchis californiensis* (Lafferty et Morris, 1996) qui, en outre, semble diminuer les capacités réactionnelles des poissons par interférence avec les monoamines du cerveau ; perte du réflexe de fuite devant les oiseaux prédateurs (Shaw *et al.*, 2009). Des mortalités ont été rapportées chez *Diplodusannularis* lors de fortes infestations par *C. longicollis*, (Osset *et al.*, 2005). Lors de contamination par *Ornithodiplostomum ptychocheilus*, la vision peut également être plus ou moins gravement affectée en fonction de la saison et du développement des parasites (Shirakashi et Goater, 2001 ; 2005), et ce malgré les réactions tissulaires qui mobilisent les *rodlet cells* (Matisz *et al.*, 2010).

Beaucoup d'autres métacercaires peuvent être rencontrées dans le système nerveux central, mais leur pathogénicité, comme c'est le cas pour *B. polymorphus*, n'a pas encore été démontrée avec certitude (figure 341).

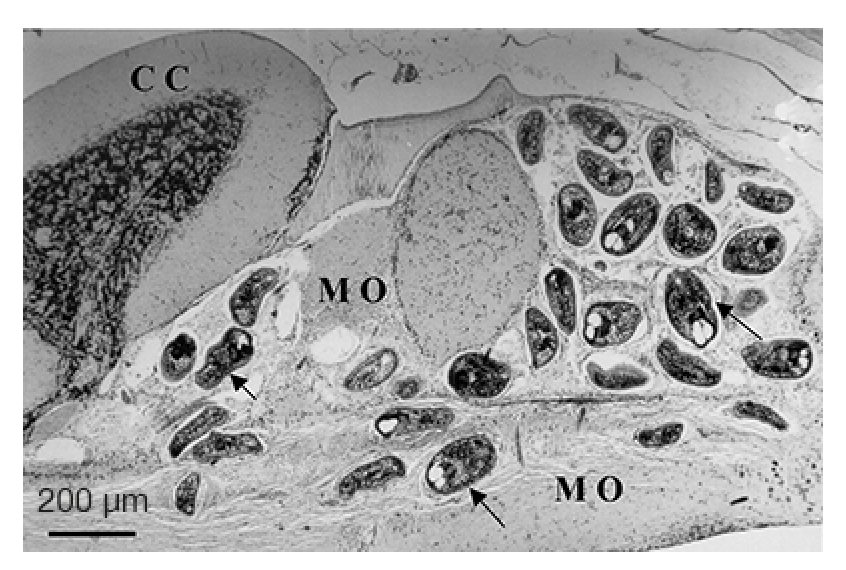


Figure 341. ***Oncorhynchus mykiss*** **truite arc-en-ciel, bucéphalose larvaire expérimentale chez l'alevin de 50 mm.**

Photomicrographie d'une coupe histologique montrant le pouvoir invasif des cercaires (flèches) chez les sujets de petite taille : on voit ici la désorganisation de la texture de la moelle allongée (MO), siège des noyaux de la plupart des nerfs crâniens ; CC, corps cérébelleux.

Affections des organes des sens

Les organes sensoriels, inclus dans le revêtement cutané (thermorécepteurs, chimiorécepteurs) ou en continuité avec lui (comme les yeux et les sacs olfactifs), ainsi que le système acoustico-latéral, peuvent être soumis aux effets des mêmes atteintes parasitaires que les téguments. On retrouve l'action des microparasites (amibes ; nombreux ciliés comme *Ichthyophthirius multifiliis*, des péritriches sessilides et mobilides tels les trichodinidés ; dinoflagellés ; flagellés comme *Ichthyobodo*), mais aussi de plus gros parasites, tels des monogènes, des digènes et, plus rarement, des crustacés maxillopodes et isopodes. La présence de ces hôtes, associée à des lésions comparables à celles engendrées lors de dermatoses (inflammation, érosions) peut affecter l'activité des chimiorécepteurs présents dans les téguments [*rodletcells* (Schmachtenberg, 2007) ; *club cells* (Chivers *et al.*, 2007 ; James *et al.*, 2009)]. Il peut en résulter une perturbation du goût, de la vision et aussi de l'olfaction et, par là même, une baisse des performances des poissons. Concernant les yeux, le parasitisme se situe généralement sur la cornée (mobilides, monogènes, par exemple) mais certains agents s'introduisent dans les globes oculaires

(*Lernaeenicussprattae*, figure 342) et même dans le cristallin (*I. multifiliis*, scuticociliés, métacercaires de digènes), ce qui conduit à une altération de la vision, voire à la cécité (figures 343, mésanophryose ; 344, bucéphalose ; 345 et 346, diplostomose). L'infection du système acoustico-latéral par la métacercaire du bucéphalidé, *Bucephaloides gracilescens*, se traduit par une perte d'équilibre et une stagnation au fond de l'eau, à la merci de certains prédateurs (Johnston and Halton, 1981).

À côté de ces exemples, de nombreux parasites sont susceptibles d'être observés dans les organes sensoriels : les plus fréquents sont des protistes, des monogènes, des digènes, quelques nématodes et plusieurs maxillopodes, ces derniers étant susceptibles de provoquer des lésions importantes.

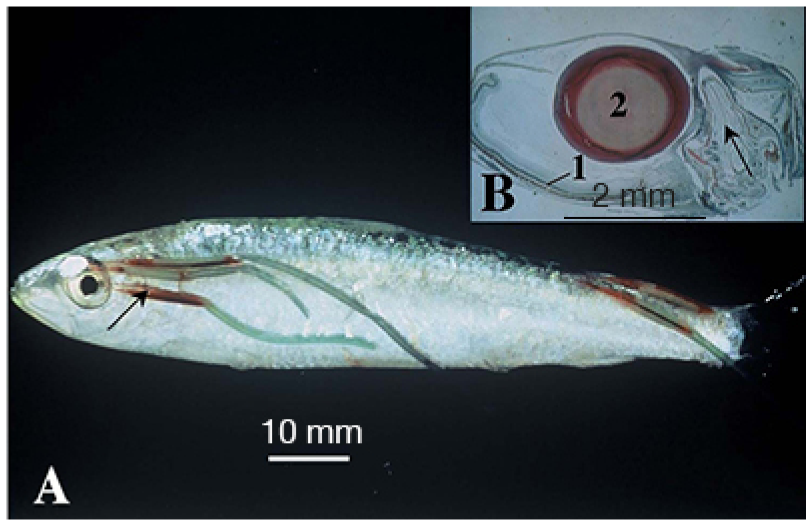


Figure 342. *Sardina pilchardus* sardine, lernaeenicose à *Lernaeenicus sprattae* (Pennellidae).

A. Copépodes, ancrés dans la sphère oculaire et la musculature (flèche), laissant voir à l'extérieur un corps cylindrique allongé, rougeâtre, prolongé des sacs ovigères. B. Photomicrographie d'une coupe histologique de la tête montrant l'implantation du dispositif d'ancrage de *L. sprattae* dans la cavité orbitaire (flèche). 1, cornée ; 2, cristallin. Clichés A. Raibaut.

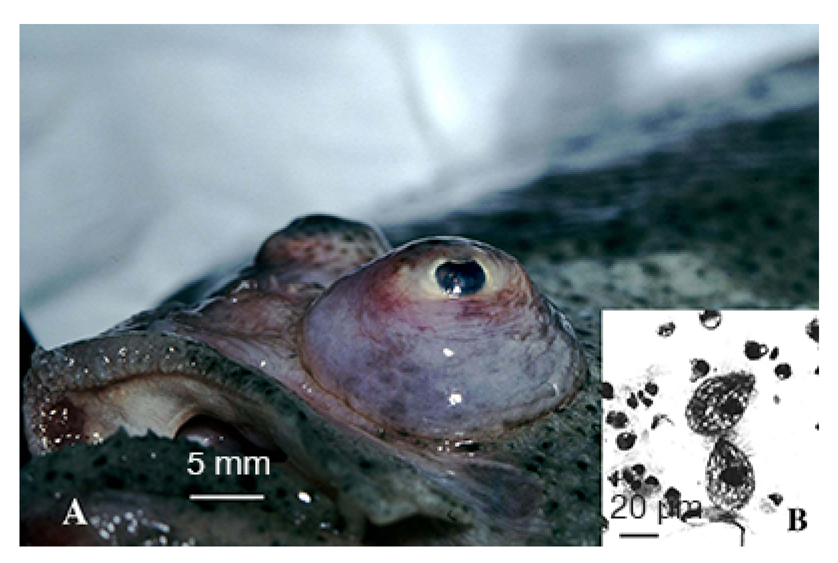


Figure 343. ***Scophthalmus maximus (P. maxima)*** **turbot, scuticociliose à** ***Mesanophrys carcini*** **(Orchitophryidae).**

A. L'exophtalmie n'est qu'un signe de l'infection systémique qui peut engendrer une congestion diffuse chez le sujet malade. B. Photomicrographie de trophontes de *M. carcini* dans une empreinte de tissu méningé colorée par May-Grunwald-Giemsa. Cliché E. Sochon

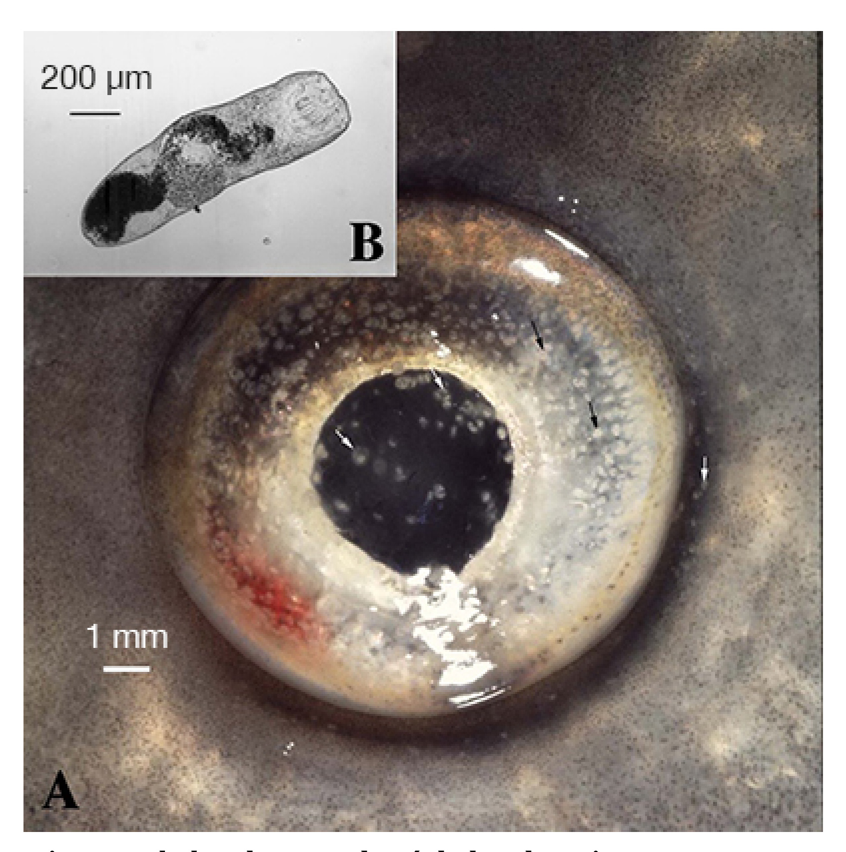


Figure 344. ***Leuciscus cephalus*** **chevesne, bucéphalose larvaire.**

A. Kystes métacercariens implantés dans la cornée, bien visibles sur le fond noir de la pupille (flèches). B. Photomicrographie d'une métacercaire dékystée.



Figure 345. ***Ictalurus punctatus*** **channel catfish, diplostomose.**

Photomicrographie d'une coupe histologique du globe oculaire montrant des métacercaires de *Tylodelphis* sp. (Diplostomidae) dans l'humeur vitrée (flèches).

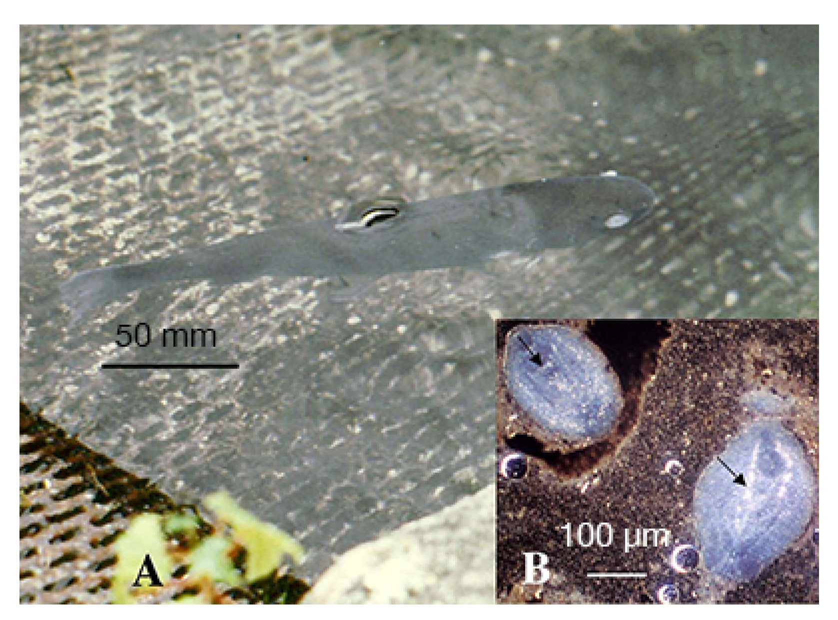


Figure 346. ***Oncorhynchus mykiss*** **truite arc-en-ciel, diplostomose oculaire à un stade avancé.**

A. Le poisson malade, devenu aveugle, est de couleur foncée, se tient en surface et se trouve entraîné vers la grille aval où il constitue une proie facile pour les oiseaux ichthyophages. B. Photomicrographie à l'état frais de métacercaires de type Diplostomulum issues de l'œil d'un poisson malade.

La présentation des signes cliniques d'ichthyoparasitoses a suivi une démarche calquée sur l'approche pratique du poisson infecté, en

progressant des signes visibles à l'inspection vers ceux révélés par l'examen nécropsique, suivi de la mise en œuvre de techniques diagnostiques de laboratoire. Lors de démarches diagnostiques, il faut garder présent à l'esprit qu'une parasitose, en général, est non seulement une association de signes mais que ces signes évoluent dans les délais qui séparent l'observation de l'infection initiale. Ainsi lors de la pénétration massive de cercaires, au cours de la bucéphalose par exemple, verra-t-on des destructions tégumentaires et des ophtalmies, entourées de leur cortège hémorragique. Plus tard, si le poisson a survécu et qu'est passé le temps des cercaires, les signes se réduiront à l'existence de petits kystes translucides, parfois visibles à l'œil nu, et plus sûrement décelés à la loupe binoculaire ou à l'examen histologique. Il faut également rappeler, principalement pour les poissons sauvages, qu'à partir de leur site de pénétration de nombreux parasites effectuent d'importantes migrations dans les tissus et les organes de leurs hôtes. Insistons enfin sur la nécessité de bien réfléchir au diagnostic différentiel entre les diverses étiologies susceptibles de provoquer les symptômes et lésions observées avant de n'incriminer que l'étiologie parasitaire, surtout lors de mortalités rapides.

⏩ Processus morbides des parasitoses : aspects pathogéniques de l'infection parasitaire

Stades initiaux de l'infection : contact infectant et pénétration du parasite dans les tissus du poisson

Les mécanismes les mieux connus de la reconnaissance de l'hôte par le parasite, puis de sa pénétration dans les tissus du poisson sont ceux des cercaires de digènes (Haas, 1994). Les profils comportementaux complexes des cercaires dépendent de nombreux signaux prédéterminés, comme les turbulences créées par les mouvements du poisson, l'interception des rayons lumineux par son volume corporel (stimulus sombre) et les signaux chimiques qu'il émet. En réponse à ces signaux, le comportement natatoire

de la cercaire peut être modifié pour favoriser son contact avec le poisson hôte. Des mécanismes analogues sont mis en jeu par certains protistes ichthyoparasites, tel le cilié *Ichthyophthirius multifiliis* (Haas *et al.*, 1999 ; Lom et Čerkasovova, 1974). De même, l'attachement de la forme infectante des myxozoaires pourrait s'expliquer par l'action de facteurs mécaniques et de signaux chimiques (El-Matbouli *et al.*, 1999). Le franchissement des barrières tégumentaires de l'hôte peut s'effectuer par le jeu de mécanismes physiques et enzymatiques. Dans le cas des microsporidies, cela peut impliquer l'injection directe de la forme infectante dans la cellule hôte. Dans celui de certains protistes ichthyoparasites, le forçage de la barrière tégumentaire peut s'effectuer par forage sous l'effet de mouvements flagellaires ou ciliaires, qui peuvent être accompagnés par l'émission d'enzymes (Lom et Dyková, 1992). Les métazoaires parasites, helminthes et arthropodes, peuvent utiliser des mécanismes d'attachement et de pénétration semblables à ceux précédemment évoqués pour les protistes et les myxozoaires. De leur côté, les copépodes caligidés utilisent un dispositif mécanique de fixation à l'hôte : par exemple, les stades copépodites de *Lepeophtheirussalmonis* s'accrochent à la peau des saumons au moyen de leurs antennes à crochets. Les stades parasitaires ultérieurs restent fixés par le filament frontal, un prolongement spécialisé de la cuticule, qui ancre le parasite dans l'épiderme du poisson.

Genèse des signes et des lésions

Signes et lésions sont le fruit de diverses actions associées, liées à la spécificité du parasite et aux capacités de réactions de l'hôte. En fait, les propriétés biologiques et physiologiques de l'agresseur définissent ses modes d'actions et, par voie de conséquence, les réactions de l'hôte.

Hématophagie

Un certain nombre de parasites sont hématophages. Les repas sanguins s'effectuent directement par succion à travers des ventouses chez les parasites de grande taille (lamproies, sangsues) ou par pénétration avec effraction par les pièces buccales spécialisées, aptes à atteindre et léser la

paroi des vaisseaux sanguins (helminthes, copépodes). L’effet morbide sur l’hôte dépend du volume de sang prélevé, lequel dépend, la plupart du temps, de l’intensité de l’infestation. Quand cette dernière est élevée et que l’hôte est de petite taille, l’infestation peut entraîner l’arrêt de croissance, l’amaigrissement, l’anémie et même la mort. En revanche, certains monogènes, par exemple, qui arrivent à prélever le sang en n’induisant que des lésions mineures, n’entraînent que très rarement une infestation létale (Cone, 1995).

Action enzymatique

De nombreux parasites produisent des enzymes, le plus souvent des protéases, dans leurs micro-habitats respectifs. Ces enzymes interviennent dans l’alimentation du parasite et facilitent ses mouvements dans les tissus de l’hôte. De telles sécrétions enzymatiques sont présumées jouer un rôle très important dans la pénétration des tissus de l’hôte par le protiste cilié *Ichthyophthirius multifiliis* (Dickerson et Dawe, 1995) et par le myxozoaire *Myxobolus cerebralis* (Kelley *et al.*, 2004), ainsi que dans la digestion des cellules de l’hôte par le monogène *Benedenia* (Cone, 1995). Les dommages d’origine enzymatique sur les tissus infectés, aussi bien les tissus mous que les durs, se traduisent par des lésions macroscopiques et microscopiques externes ou internes. Le tableau lésionnel le plus conséquent est celui provenant des destructions cartilagineuses dues à la digestion par les trophozoïtes de *M. cerebralis*, qui entraînent les sévères déformations squelettiques constatées chez les juvéniles de salmonidés.

Action mécanique

Les actions mécaniques comptent, sans doute, parmi celles qui sont le plus souvent à l’origine des lésions engendrées par les parasites. Ces derniers, depuis les microparasites jusqu’aux lamproies, lèsent les tissus de la surface de l’hôte du fait de leur comportement : mouvements de rotation incessants, attachement et/ou pénétration et migration dans ses tissus. Quand des protistes ichthyoparasites (comme *Amyloodinium ocellatum*, *Piscinoodinium pillulare*, *I. multifiliis*, *Ichthyobodo* spp, les trichodinidés) ou des monogènes colonisent la peau en grand nombre, leur forte densité

d’infection provoque des lésions épithéliales graves d’œdème et de nécrose (Lom et Dyková, 1992). Le risque létal est encore plus grand lors d’atteinte branchiale. Pareillement, l’action mécanique des monogènes, des crustacés et des sangsues sur les épithéliums, quand ils s’y accrochent et s’y nourrissent, induit une réaction inflammatoire dans ces tissus, suivie de nécrose, puis de fibrose cicatricielle.

Bien que les digènes adultes soient très rarement à l’origine de maladies, ceux de la famille des sanguinicolidés font exception. Leurs adultes et leurs œufs obstruent les capillaires et aussi de plus gros vaisseaux branchiaux, endommageant gravement les branchies, sans préjudice de leurs miracidiums qui, en se forant un passage au travers des capillaires et épithéliums lamellaires, déchirent ces derniers et causent des hémorragies, deux formes de lésions souvent létales (Hoffman *et al.*, 1985).

Rose *et al.* (2000) ont montré que les réactions prolifératives engendrées par *M. cerebralis* à la base du crâne et dans les vertèbres entraînaient des compressions annelées du myélencéphale et de la moelle épinière qui étaient responsables des signes de nage circulaire affectant les salmonidés malades. Dans les microsporidioses comme celles dues aux genres *Loma* et *Glugea*, le nombre de xénomes peut être élevé à un point tel qu’il peut conduire à des déplacements d’organes et à des compressions ischémiantes, sanctionnés par la perte de l’intégrité fonctionnelle de certains tissus et organes, par exemple les branchies, les muscles locomoteurs, la vessie gazeuse (Dyková et Lom, 1980). Les macroparasites, comme la larve plérocercoïde du cestode *Ligula intestinalis*, qui se développe dans la cavité abdominale des cyprinidés et des catostomidés, peuvent conduire, en cas d’infestation intense, à un effet compressif bloquant le transit digestif du poisson infesté et aggravant la spoliation nutritive.

Action toxique

Certains ichthyoparasites seraient capables de secréter des substances pouvant se révéler toxiques pour les tissus des poissons hôtes. Malheureusement, ces toxines, dont l’existence est fortement suspectée chez certains protistes flagellés, des myxozoaires et des acanthocéphales, n’ont pas encore été caractérisées.

Action intracellulaire : cytopathologie

Le cycle biologique d'un certain nombre d'ichthyoparasites se déroule, en partie ou en totalité, à l'intérieur d'une cellule de leur poisson hôte. Ainsi la multiplication des stades extra-sporogoniques précoces des myxozoaires et des coccidies se déroule-t-elle dans l'épiderme ou dans la muqueuse intestinale, ou encore dans les cellules bordant la lumière des autres organes cavitaires. Les microsporidies sont, à l'image des virus, des parasites intracellulaires obligatoires. Une conséquence du développement et de la libération des parasites intracellulaires est la destruction de la cellule hôte. Quand un nombre suffisant de cellules est parasité, l'infestation peut ainsi compromettre le fonctionnement des tissus et organes atteints. À titre d'exemple, au cours des myxozooses à *Sphaerospora renicola*, il n'est pas rare d'observer des lésions d'aérocystite et de néphrite avec développement, dans l'épithélium des tubules urinaires, de granulomes à centre nécrotique dans une épaisse couche de tissu conjonctif (Lom et Dyková, 1992).

L'intense réponse inflammatoire, qui suit la libération des parasites intracellulaires, peut se traduire par la formation de lésions importantes. Ce fait apparaît pleinement lors de la rupture des xénomes de la microsporidie *Loma salmonae* dans les branchies des salmonidés infectés, à l'occasion de manipulations ou de transport des poissons : il peut se produire une sévère inflammation vasculaire débouchant sur des hémorragies et une issue fatale (Kent *et al.*, 1989).

Immunopathologie

Les troubles pathologiques de l'infestation peuvent résulter d'une réponse immunitaire non régulée vis-à-vis de certains parasites. Ces troubles d'origine immunopathologique sont surtout le fait d'infestations par des microsporidies et des myxozoaires. Dans le cas de la nucléosporose à *Nucleospora salmonis,* l'infection intranucléaire des leucocytes engendre leur prolifération, leur dissémination et leur colonisation de différents tissus, ce qui donne à la parasitose l'apparence d'un état leucémique (Morrison *et al.*, 1990). Le myxozoaire *Tetracapsuloides bryosalmonae* engendre une violente réaction inflammatoire dans l'interstitium rénal des

salmonidés infestés, réaction conduisant à la disparition des néphrons et, par là même, à celle des cellules synthétisant l'érythropoïétine et à l'apparition d'une anémie. La maladie, appelée *proliferative kidney disease*, hors le fait qu'elle peut être létale, arrête la croissance, rend les animaux inaptes à toute manipulation et augmente leur sensibilité aux organismes pathogènes générateurs d'infections secondaires. Cette réaction immunopathologique est induite par les lymphocytes (Chilmonczyk *et al.*, 2002).

Réponse du poisson à l'infestation

L'infestation parasitaire induit à la fois, chez le poisson hôte, des réponses immunitaires innées et des réponses immunitaires adaptatives, ces dernières pouvant engendrer une protection spécifique contre une ré-infestation. La réponse immunitaire de l'hôte peut être générale ou locale selon la nature des interactions entre l'hôte et le parasite. Même si la réponse immunitaire n'entraîne pas l'élimination de certains parasites, elle peut en contenir le développement et éviter la survenue de la maladie, sauf si un agent stressant affecte le poisson.

Par ailleurs, divers travaux ont montré un lien possible entre le complexe majeur d'histocompatibilité (MHC) et la « résistance aux parasites », chez l'épinoche (Matthews *et al.*, 2010 ; Rauch *et al.*, 2006), ainsi que chez le saumon atlantique réagissant vis-à-vis de *Lepeophtheirus salmonis* (Glover *et al.*, 2007 ; Gharbi *et al.*, 2009).

Immunité innée

La réponse initiale à l'infestation parasitaire met en jeu une série d'effecteurs immunitaires visant à limiter la reproduction ou la dissémination du parasite (Alvarez-Pellitero, 2008). Ces effecteurs sont humoraux ou cellulaires. Les effecteurs humoraux comprennent des substances telles que les agglutinines, les lysines, le complément, le lysozyme, la protéine C réactive et d'autres chimiokines et cytokines (TNF, Interleukines), que l'on peut aussi retrouver dans le mucus, là où les parasites sont présents (Secombes *et al.*, 2001). Les effecteurs cellulaires

comprennent des phagocytes, monocytes et granulocytes capables de s’attaquer à certains parasites, ainsi que des cellules cytotoxiques, principalement les *Natural killer cells*, NK (Genten *et al.*, 2011). L’action combinée des effecteurs humoraux et cellulaires de l’immunité innée peut suffire à contenir ou à éliminer les parasites, en particulier chez les poissons des espèces les plus résistantes ou chez certains individus résistants au sein d’une espèce sensible. Une telle action combinée peut impliquer une stimulation locale de la prolifération des cellules immunitaires effectrices ou une amplification de leur activité parasiticide ou parasitostatique, comme le suggèrent les travaux de Lindenstrøm *et al.* (2004) sur l’infection de la truite arc-en-ciel par le monogène *Gyrodactylus derjavini*, ou comme l’ont démontré les travaux de Dickerson et Dawe (1995) sur la capacité des poissons à développer une certaine immunité à la suite d’une primo-infestation limitée par les thérontes d’*Ichthyophthirius multifiliis* (Dickerson, 2012). Il reste aussi quelques éléments cellulaires mal connus, incriminés dans la réaction de l’organisme aux agressions des parasites et même des prédateurs, mais les démonstrations sont sujettes à discussion : c’est le cas des *rodlet cells* et des *club cells*, respectivement considérées par Schmachtenberg (2007) et Chivers *et al.* (2007) comme participant à la défense du poisson, mais dont le rôle est contesté par James *et al.* (2009). Ces désaccords n’ont rien pour surprendre et il faut admettre que, de manière générale, appliquées aux parasitoses de poissons, les explications relatives à l’immunité innée demeurent lacunaires et souvent conjecturelles (Jones, 2001).

Immunité adaptative

La modestie des travaux portant sur la vaccination antiparasitaire des poissons, relativement aux domaines bactérien ou viral, montre que les connaissances de base sur la réponse spécifique aux parasitoses sont encore limitées. En fait, les mécanismes fondamentaux de présentation antigénique et de réponse adaptative sont certainement les mêmes dans tous les cas, à ceci près que les parasites représentent des organismes complexes dont les propriétés immunogéniques reposent sur la combinaison de motifs antigéniques nombreux, qui souvent peuvent varier au cours du cycle de développement, et même, des stades de l’infection. À ces particularités,

venant compliquer sensiblement les travaux expérimentaux menés notamment à des fins vaccinales, s'ajoute la variabilité propre aux animaux confrontés à l'infection. L'influence du système majeur d'histocompatibilité (MHC) sur la résistance aux parasites est en effet connue et traduit l'efficacité variable de la réponse selon les animaux… Encore les sources de complexité ne s'arrêtent-elles pas là, car les parasites se défendent !

Mécanismes parasitaires d'échappement à la réponse immunitaire du poisson

La co-évolution des poissons et de leurs parasites a permis à ces derniers de développer un certain nombre de mécanismes adaptatifs pour échapper à la réaction immunitaire de leur hôte (Sitjà-Bobadilla, 2008 ; Alvarez-Pellitero, 2008). Ainsi le microhabitat intracellulaire des microsporidies les soustrait-il à la réaction immunitaire de l'hôte ; en revanche, toute rupture des xénomes déclenche une réaction inflammatoire. Les myxozoaires, qui ont également, mais de façon transitoire, des stades intracellulaires, se dotent au moment de leur libération de caractéristiques antigéniques mimant celles de la cellule hôte et échappent ainsi à toute reconnaissance par les lymphocytes (Pauley, 1974). Certains compartiments anatomiques du poisson, considérés comme inaccessibles aux défenses immunitaires (on parle à leur endroit de « privilège immun ») mettent les parasites qui y résident à l'abri d'une attaque immunitaire, ainsi que l'ont démontré la multiplication et la migration des stades développementaux de *M. cerebralis* dans les nerfs périphériques, puis dans les nerfs plus importants. Les parasites parviennent ainsi au squelette vertébral et crânien dont ils attaquent la structure cartilagineuse. De manière similaire, les métacercaires de certains digènes résident dans le cerveau et la colonne vertébrale, tandis que d'autres rejoignent les yeux ou les gonades (Hendrickson, 1979 ; Haas *et al.*, 2007). La séparation d'avec les tissus de l'hôte peut aussi s'effectuer par la sécrétion d'un kyste dont la paroi permet le transit des nutriments nécessaires au parasite tout en mettant ce dernier à l'abri de la réponse immunitaire de l'hôte (Paperna, 1995). Les parasites ayant un microhabitat qui les séquestre ainsi peuvent rester viables longtemps dans l'hôte, ce qui accroît leurs chances de passer dans l'organisme hôte suivant, quand celui-ci ingérera le poisson porteur des formes parasitaires séquestrées.

Les parasites sont aussi capables de sécréter des enzymes ou des substances prévenant ou inhibant l'action normale des molécules effectrices de l'immunité produites par les cellules de l'hôte. Par exemple, la possibilité de bloquer dans les cellules phagocytaires ou les foyers inflammatoires la formation des espèces réactives de l'oxygène capables de détruire des organismes étrangers est une stratégie qui pourrait bien être celle mise en œuvre par les protistes ichthyoparasites, les microsporidies et les nématodes. Une suppression ou une modulation de la réponse immunitaire de l'hôte est un autre moyen de permettre la persistance des parasites chez les poissons. C'est le cas de *Nucleospora salmonis* dont l'infection intranucléaire des cellules de la lignée lymphocytaire a pour résultat la diminution du potentiel de réponse de ces cellules aux mitogènes ou de leur participation à la réponse humorale (Wongtavatchai *et al.*, 1995). On discerne encore mal les moyens d'évitement de la réaction de l'hôte mis en œuvre par les cestodes, les nématodes et les acanthocéphales, mais il est vraisemblable qu'ils comportent des mécanismes similaires à ceux précédemment évoqués, sans exclure, pour autant, l'existence de mécanismes supplémentaires.

⏩ Facteurs de risque de l'infection et de l'infestation parasitaire

La survenue d'une maladie parasitaire chez un poisson hôte, de fond génétique donné (espèce, race, souche, individu), nécessite qu'il soit confronté à une quantité de parasites dépassant son seuil de sensibilité. Cette densité parasitaire dans l'environnement du poisson requiert, d'une part, la présence de sources de parasites à débit élevé et, d'autre part, la possibilité, pour les formes infestantes, d'accéder au poisson. L'abondance des formes infestantes dépend notamment de la stratégie de reproduction du parasite, elle-même dictée par son mode de transmission. On considère schématiquement qu'il existe deux grands groupes de parasites différant par leur impact en termes de risque : celui des parasites évoluant sur un seul hôte (parasites homoxènes) et transmis par contagion, et celui des parasites transmis par un hôte intermédiaire ou par un hôte alternatif (parasites hétéroxènes). En comparaison avec les premiers, le risque représenté par les parasites à transmission vectorielle apparaît généralement mineur. Nous

donnerons avec quelques exemples, un aperçu épidémiologique de l'infection ichthyoparasitaire.

Facteurs de risque de l'infection par les parasites homoxènes transmis par contagion

Dans toutes les situations qui vont être passées en revue pour raisonner sur les facteurs de risque associés aux parasitoses, il faut garder deux éléments présents à l'esprit : elles concernent, d'une part, des poissons génétiquement réceptifs et, d'autre part, se développent en l'absence de précautions sanitaires ou lorsque ces précautions sont défectueuses. Si ces éléments ne sont pas réunis, les chances de parvenir à la maladie parasitaire deviennent faibles dans la plupart des cas.

Rappelons que les facteurs du biotope, tels la température, l'oxygène, le pH, la teneur en calcium, la salinité, la présence du ou des hôtes indispensables à la réalisation du cycle biologique, etc. s'ajoutent aux facteurs de risque liés aux poissons et aux parasites.

Parasites homoxènes non spécifiques d'hôtes (parasites euryxènes)

La reproduction des parasites euryxènes revêt deux aspects : la reproduction asexuée par fission binaire, avec ou sans phase de multiplication dans l'environnement (dinoflagellés, ciliés, la plupart des flagellés), et la reproduction sexuée par oviparité avec phase de vie libre, sans multiplication dans l'environnement (monogènes et crustacés).

Les parasites se reproduisant par fission binaire sans se multiplier dans l'environnement sont des flagellés, comme *Ichthyobodo* et *Spironucleus*, et des ciliés, tels *Chilodonella*, *Brooklynella* et les trichodinidés. Ces organismes représentent un danger présent dans tous les écosystèmes du fait de la variété des espèces hôtes servant de sources de parasites. Pour une densité parasitaire donnée, le risque majeur tenant au poisson est son jeune

âge. Concernant le milieu, le risque principal est une forte densité de la population de poissons réceptifs, qui facilite la propagation du parasite entre individus.

La situation est analogue à la précédente pour les parasites à reproduction asexuée qui se multiplient dans l'environnement, comme les dinoflagellés (*Amyloodinium*, *Piscinoodinium*) et certains ciliés (*I. multifiliis*, *C. irritans*), mais la part prise par la contagion indirecte y devient prépondérante, les poissons réceptifs s'infectant à partir du milieu contaminé. De plus, la multiplication s'effectue également dans des formations tissulaires kystiques dont la paroi peut assurer, dans certaines conditions, une persistance assez longue des formes infectantes du parasite. Un milieu stagnant ou à courant lent, favorisant la sédimentation et hébergeant des poissons ayant survécu à l'infection, est un puissant facteur de risque pour l'infection des jeunes sujets, surtout s'il s'y ajoute un usage partagé du matériel d'élevage.

Parmi les parasites euryxènes pratiquant la reproduction sexuée par oviparité (un œuf donnant naissance à un individu), se trouvent la plupart des crustacés maxillopodes et isopodes cymothoïdés. Ces organismes évoluent par métamorphose en passant par différents stades de développement dans le milieu aquatique. Les facteurs de risque rejoignent donc les précédents : mise en présence d'une population dense de jeunes sujets et d'un environnement dont le peuplement exprime une prévalence élevée de formes parasitaires infestantes ; lenteur ou absence de courant ; faiblesse du débit en étangs ou en cages d'élevage, en mer ou en eau douce.

Dans tous les cas, la température augmente la cinétique de colonisation selon l'optimum thermique propre à chaque parasite et dans les limites d'une plage thermique dans laquelle l'infection demeure possible. À ceci s'ajoute le risque lié à la contamination par le matériel piscicole.

Parasites homoxènes spécifiques d'hôtes

Les parasites homoxènes spécifiques d'hôte présentent deux niveaux de spécificité : strictement limitée à une espèce hôte (parasites oïoxènes) ou étendue à plusieurs espèces hôtes génétiquement proches, appartenant par

exemple à un même genre (parasites sténoxènes). Le cycle biologique de ces parasites implique deux types de reproduction : exclusivement sexuée ou alternant des modes sexué et asexué. La reproduction sexuée s'effectue par viviparité chez la plupart des monogènes gyrodactylidés, par oviparité chez les autres monogènes (par exemple, les ancyrocéphalidés, monocotylidés, pseudodactylogyridés, diclinophoridés, discocotylidés). L'alternance des modes de reproduction concerne les microsporidies (*Glugea*, *Heterosporis*, *Loma*, *Pleistophora*, etc.) et les apicomplexes, comme les coccidies.

Les parasites appartenant aux groupes taxonomiques précédents sont associés à des facteurs de risque communs. Ceux qui tiennent au poisson sont principalement : le jeune âge ; l'identité d'espèce entre jeunes poissons sensibles immunologiquement naïfs et poissons infestés, sources de formes infestantes ; le fait que les poissons sources appartiennent à une espèce figurant dans le spectre d'hôtes du parasite. En effet, le spectre d'hôtes est plus large que la spécificité d'hôte. Ainsi, la truite arc-en-ciel peut porter *Gyrodactylus salaris* et le transmettre au saumon atlantique alors qu'elle n'est pas l'hôte spécifique du monogène, qui ne peut accomplir son développement sur elle. Les facteurs environnementaux sont : la densité des populations de poissons réceptifs ; la présence de poissons hébergeant déjà le parasite pouvant entrer en contact direct ou indirect ; la faiblesse du courant et du débit, ou leur absence (eaux closes stagnantes des étangs). Le risque de propagation est élevé dans tous les habitats impliquant la promiscuité des animaux, y compris dans les aquariums.

Les risques de l'infection par apicomplexes sont particulièrement élevés dans les eaux closes, quand la contamination des poissons naïfs est importante, du fait de la présence, soit de sujets porteurs contaminants, soit d'hôtes intermédiaires en grand nombre. En élevage, le risque est majeur si les poissons reçoivent une alimentation récoltée dans le milieu naturel et distribuée à l'état frais.

Facteurs de risque des infestations parasitaires transmises par un hôte intermédiaire ou par un hôte alternatif

Ces infestations résultent de parasites dont le cycle biologique nécessite un ou plusieurs hôtes intermédiaires (cycle hétéroxène). Deux cas se présentent pour de tels parasites : l'absence de multiplication chez le ou les hôtes intermédiaires, ou bien une phase de multiplication chez l'organisme hôte précédant le poisson dans le déroulement du cycle biologique. Dans le premier cas, un œuf engendre une seule forme infectante et, finalement, un seul nouveau parasite adulte, dans la mesure où le cycle peut être bouclé. Dans le second cas, la multiplication chez l'organisme hôte précédant le poisson peut aboutir à des centaines, voire des milliers de formes parasitaires infectantes à partir d'un œuf initialement émis par le parasite adulte (cas des digènes), ou à partir d'un élément infestant atteignant l'organisme hôte alternatif (cas des myxozoaires).

Parasites évoluant selon un cycle biologique sans multiplication chez l'hôte intermédiaire

Les groupes de parasites impliqués dans des cycles biologiques ne comportant pas une phase de multiplication dans l'hôte intermédiaire se rencontrent chez les helminthes : cestodes (*Diphyllobothrium*, *Bothriocephalus*, *Triaenophorus*, *etc.*) ; nématodes (*Anisakis*, *Camallanus*, *Cystidicola*, *Philometra*,*etc.*) ; acanthocéphales (*Echinorhynchus*, *Pomphorhynchus*, *Acanthocephalus*, *etc.*).

Le jeune âge constitue le principal facteur de risque chez les poissons de l'espèce sensible. Dans l'environnement, les facteurs de risque découlent d'une forte prévalence de l'infestation chez l'hôte définitif, ainsi que de tous les facteurs qui favoriseraient l'expansion des populations des hôtes définitifs et intermédiaires.

Au bilan, le risque de telles infestations est relativement bas. En effet, si le parasitisme est fréquent dans les écosystèmes sauvages, la survenue d'une maladie dans les étangs d'élevage reste relativement rare dans la mesure où un assec d'au moins un an est pratiqué tous les deux ou trois ans. Ce risque demeure limité, tant que des décisions de gestion piscicole ne sont pas prises inconsidérément : par exemple, introduction d'espèces autochtones porteuses dans un nouveau milieu hébergeant des espèces sensibles

[contamination des perches fluviatiles (2e hôte intermédiaire) lors d'introduction de brochets (hôte définitif) porteurs de *Triaenophorus*] ; introduction de poissons, exotiques ou non, porteurs de parasites exotiques (*Bothriocephalus acheilognathi*, *Anguillicoloides crassus*).

Parasites évoluant selon un cycle biologique avec multiplication chez l'hôte intermédiaire ou l'hôte alternatif

Les groupes parasitaires concernés sont : la plupart des myxozoaires (*Ceratomyxa, Sphaerospora, Myxobolus,Tetracapsuloides,* etc.) et les digènes (*Diplostomum, Bucephalus, Sanguinicola*, *Centrocestus*, etc.). Le jeune âge constitue le principal facteur de risque chez les individus de l'espèce sensible. Dans l'environnement, les facteurs de risque tiennent à la densité de population des hôtes alternatifs (cas des myxozoaires) ou intermédiaires (cas des digènes) et à la prévalence de l'infestation chez ces derniers, étant entendu que ces éléments jouent également, mais à un moindre degré, chez l'hôte définitif.

Il en résulte que le risque de ces infestations est très élevé quand des juvéniles d'espèces sensibles sont au contact d'un milieu hébergeant les hôtes alternatifs ou intermédiaires de formes parasitaires infectantes et favorisant leur développement, leur émission et leur survie. Pour la plupart des myxosporidies et pour la malacosporidie *Tetracapsuloides bryosalmonae*, les hôtes définitifs sont des oligochètes, des polychètes ou des bryozoaires (figure 94). Pour les digènes, les hôtes intermédiaires sont des mollusques et des poissons tandis que les hôtes définitifs peuvent être des poissons, des reptiles, des oiseaux ou des mammifères (figure 136). Il arrive que des végétaux jouent un rôle considérable dans l'accomplissement de certains cycles parasitaires. Ce ne sont pas des hôtes intermédiaires, mais ils procurent à ces derniers des supports qui favorisent leur concentration et leur accessibilité aux hôtes représentant l'étape suivante.

Pour illustrer plus concrètement la complexité du risque parasitaire, nous présentons les quelques exemples suivants : *Myxobolus cerebralis*, *Tetracapsuloides bryosalmonae*, *Bucephalus polymorphus*, *Diplostomum spathaceum*, *Sanguinicola* spp.

Infestation par Myxobolus cerebralis Hofer, 1903

M. cerebralis est le premier myxozoaire dont le cycle fut élucidé (Wolf et Markiw, 1984). Cet organisme engendre le « tournis », une affection du tissu cartilagineux des salmonidés. L'impact sanitaire et économique d'une telle infestation chez la truite arc-en-ciel, en élevage ou en milieu sauvage, a été à l'origine du développement de nombreuses recherches sur les relations hôte-parasite (Bartholomew et Reno, 2002 ; Hedrick *et al.*, 1998). Les données parasitologiques sont disponibles dans la 3e partie ci-dessus.

Le cycle biologique de *M. cerebralis* (figure 95) peut impliquer plusieurs espèces de salmonidés et un ver annélide oligochète, *Tubifex tubifex*. Un cycle analogue a été établi pour au moins 11 autres espèces de *Myxobolus*. La sensibilité à l'infestation dépend de l'espèce de salmonidé et décroît de la truite arc-en-ciel, chez laquelle elle est la plus élevée, à la truite commune dont on présume qu'elle a développé une résistance au cours de sa co-évolution avec le parasite en Eurasie (Hoffman, 1990 ; El-Matbouli *et al.*, 1999). La période de plus haute réceptivité des alevins se situe entre l'éclosion de l'œuf et la 11e semaine. Chez les poissons plus âgés, l'infection demeure silencieuse, bien que la forme clinique de la maladie ait pu être observée par l'un d'entre nous sur des truites arc-en-ciel exposées au parasite à l'âge d'un an environ, dans un étang très pauvre en calcaire du Massif central. La cinétique de développement du parasite dans le poisson dépend de la température de l'eau, étant plus lente à 9-10 °C qu'à 12 °C, où elle dure 3 à 4 mois. L'évolution s'achève par la formation de myxospores (de 9-10 µm de diamètre) qui persistent dans le squelette du poisson (El-Matbouli *et al.*, 1992).

Les myxospores rejoignent l'environnement après la mort du poisson infesté, lorsque celui-ci se décompose, ou alors dans les fèces des prédateurs (autre poisson, reptile, oiseau, mammifère) qui auraient consommé un poisson infesté. La stabilité des myxospores, qui atteint 30 ans dans le milieu, explique les difficultés d'éradication de la maladie dans les milieux sauvages, où elle est endémique. Les tubifex s'infectent en ingérant les myxospores avec les sédiments, permettant ainsi la poursuite du cycle. C'est chez le tubifex qu'a lieu la phase sexuée de la reproduction, ce qui confère à l'invertébré le statut d'hôte définitif du parasite. Outre une

réceptivité variable au sein d’une même population (Baxa *et al.*, 2008), la diversité et la densité des oligochètes dépendent de différents facteurs du biotope et, en particulier, du substrat et des matières organiques qui résultent principalement de l’anthropisation (Kerans et Zale, 2002 ; Beauchamp *et al.*, 2005). Si les tubifex prolifèrent, l’impact de l’infestation augmente chez les poissons d’élevage et les poissons sauvages. L’ingestion des myxospores par le tubifex conduit à leur éclosion et à la colonisation de sa muqueuse intestinale, engendrant ainsi une infestation qui dure toute la vie du ver (1 à 2 ans). Le développement parasitaire, dans le ver, dépend de la température de l’eau. Il est optimal entre 10 et 15 °C pour devenir insignifiant ou nul à 20-25 °C (El-Matbouli *et al.*, 1999). Au bout de trois mois, les actinospores sont émises par intermittence dans l’environnement, par le pore anal du tubifex ; elles flottent dans l’eau et y restent contaminantes pendant 14 jours et plus à 15 °C. Pendant ce délai, les actinospores doivent rencontrer un poisson sensible, injecter activement leur sporoplasme dans ses cellules épithéliales et poursuivre leur développement selon les modalités déjà décrites (voir Particularités du cycle biologique des myxosporidies).

Infestation par Tetracapsuloides bryosalmonae, Canning et al., 2002

La *proliferative kidney disease* (PKD) des salmonidés ou hépatonéphrite parasitaire est le résultat de l’infestation d’espèces de salmonidés sensibles par *T. bryosalmonae*.

Les sources de spores de *T. bryosalmonae* sont des bryozoaires, membres naturels de la biocénose et hôtes définitifs du parasite. Au moins trois espèces de bryozoaires hôtes ont été reconnues : *Plumatella emarginata*, *P. repens* et *Fredericella sultana* (Canning *et al.*, 1999, Gay *et al.*, 2001). Les bryozoaires sont des invertébrés coloniaux, sessiles, se reproduisant le plus souvent par clonage, habitant les faciès lotiques et lentiques des milieux aquatiques. Leur cycle biologique est sous l’influence prépondérante de la température, donc de la saison, et leur forte croissance estivale est suivie de mortalités affectant les colonies qui laissent subsister des formes de résistance, les statoblastes, assurant le développement de

nouveaux individus, quand le milieu redevient favorable. L'infestation des bryozoaires revêt deux formes : silencieuse ou apparente, cette dernière impliquant la formation de sacs sporaux et l'émission de spores. L'émission de spores est conditionnée par la température de l'eau et, pour *Fredericella sultana*, il a été démontré qu'elle débute à partir de 8 °C (Gay *et al.* 2001). Il peut arriver que l'infestation des bryozoaires engendre leur mort, surtout aux températures voisines de 20 °C, et ceci pourrait, expliquer, au moins en partie, la régression temporaire de leurs populations dans certaines localisations (Tops *et al.*, 2009). La forme silencieuse de l'infestation assure la pérennité de cette dernière au sein des populations de bryozoaires par transmission verticale, car elle est associée à leur reproduction clonale et à leur dissémination avec les statoblastes (Morris et Adams, 2006 ; Tops *et al.*, 2009). La viabilité du parasite dans le bryozoaire dure donc pendant toute la vie de ce dernier. En revanche, dans l'eau, la malacospore perd rapidement son pouvoir infectant. Ainsi, après 30 h à une température comprise entre 15 et 17 °C, l'infection du poisson n'est plus possible (de Kinkelin *et al.*, 2002).

À côté de la transmission verticale, la source de parasite pour le bryozoaire est constituée par au moins deux espèces de salmonidés : la truite commune, *Salmo trutta fario* et l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis.* En effet, bien que l'émission de spores du parasite ait été démontrée antérieurement dans l'urine de la truite arc-en-ciel (Hedrick *et al.*, 2004), les essais de transmission du parasite de la truite arc-en-ciel à des bryozoaires indemnes ont échoué (Tops *et al.*, 2004). Il semble donc que les *Oncorhynchus*, bien que très sensibles à l'infestation par *T. bryosalmonae*, soient bien les impasses parasitaires qu'on les soupçonnait d'être. Cependant, du fait de la transmission verticale du parasite, on ignore si un poisson est nécessaire à la pérennité du développement de *T. bryosalmonae.*

La transmission de la tétracapsuloïdose aux salmonidés d'espèces sensibles est donc due à des spores (figures 116 à 118), malacospores, disséminées dans l'eau, vecteur inerte, par des bryozoaires infestés. La transmission spatiale est le fait des colonies elles-mêmes, en dérivant sur leurs supports sous l'effet du courant, ou mieux, de leurs statoblastes transportés par les oiseaux migrateurs dans leur plumage ou dans leur tube digestif (Tops *et al.*, 2004). Des bryozoaires parasités peuvent aussi se trouver dans l'eau de

transport des poissons. Une autre possibilité est la translocation de truites communes ou d'ombles de fontaine parasités à des fins de réempoissonnements de cours d'eau, ce qui peut déclencher l'infestation de populations de bryozoaires indemnes. La mise en jeu anthropique de la transmission est ainsi possible.

Les facteurs de risque de la tétracapsuloïdose se situent principalement parmi les éléments constituant l'écosystème. Dans la biocénose, les bryozoaires tiennent le premier rôle par leurs espèces présentes, la prévalence de leur infestation, la densité de leurs populations et la proximité des salmonidés cibles. La gravité de l'infestation des poissons dépend évidemment des bryozoaires et tout programme d'intervention préventive doit passer par l'estimation du facteur de risque qu'ils représentent.

Concernant le biotope, la température est l'élément majeur. Elle agit sur la croissance et la multiplication des bryozoaires, sur celles des parasites chez les bryozoaires et le poisson, ainsi que sur la cinétique réactionnelle de ce dernier. Il en résulte, dans le milieu, des concentrations parasitaires débordant le seuil de réceptivité du poisson, en même temps que s'accélère l'intensité des réactions leucocytaires de rejet qui aboutissent aux hyperplasies lymphoïdes (Chilmonczyk *et al.,* 2002) avec l'atteinte irrémédiable que l'on sait : blocage de l'érythropoïèse et troubles de l'osmorégulation (figures 319 et 330). En même temps, la température interagit avec les autres composants du biotope [teneur en oxygène dissous, ammoniaque, rationnement, ainsi qu'avec ceux de la biocénose (accélération des croissances bactériennes et algales consommatrices d'oxygène)]. Une prospective pessimiste annonce un déclin des populations de salmonidés résultant de l'expansion de la tétracapsuloïdose consécutive à celle des populations de bryozoaires, sous l'influence de l'élévation thermique des eaux (Tops *et al.,* 2006 ; 2009).

En élevage, l'augmentation de la température induit irrémédiablement la baisse de la teneur de l'eau en oxygène dissous, alors que le poisson peut avoir des besoins respiratoires accrus du fait des performances zootechniques qui lui sont demandées et que l'atteinte parasitaier peut induire une anémie débutante. La distribution de nourriture et les manipulations constituent donc autant de facteurs de risque en présence de

l'infestation. La teneur de l'eau en matières azotées et surtout en phosphates facilite les développements bactérien et algal, qui, tout en détournant de l'oxygène, constituent un danger d'infections associées pour des poissons éprouvant déjà des difficultés respiratoires.

La survenue d'une tétracapsuloïdose clinique est donc un état global résultant d'interactions multiples dont il est difficile d'analyser les parts respectives pour prévoir la survenue de la maladie ou tenter une intervention améliatrice. Quoi qu'il en soit, le suivi de la teneur de l'eau en oxygène dissous, l'apport de ce dernier par injection dans l'eau des piscicultures et la réduction de la ration constituent déjà un palliatif appréciable.

Infestation par Bucephalus polymorphus Von Baer, 1828

Bucephalus polymorphus évolue entre un poisson carnassier, un mollusque et un poisson hôte intermédiaire pouvant appartenir à plus de 30 espèces consommées par le carnassier, y compris la sienne (figure 136). L'infestation du poisson hôte intermédiaire est due à une forme larvaire du digène, la métacercaire, qui atteint toute l'économie du poisson avec une prévalence marquée pour la peau, les nageoires et les yeux. Le ver adulte habite la lumière du tube digestif d'un poisson hôte spécifique, le sandre *Sander lucioperca*. Ses œufs sont émis avec les fèces et libèrent le miracidium qui va infecter un mollusque lamellibranche, la moule tigrée *Dreissena polymorpha*, premier hôte intermédiaire qui, lui aussi, est spécifique. Une phase de multiplication a lieu dans le mollusque qui libère des furcocercaires nageuses (figure 147). Ces cercaires pénètrent activement au travers des épithéliums d'un poisson, deuxième hôte intermédiaire, et gagnent différents territoires tissulaires où elles deviennent métacercaires. Le cycle est accompli quand le poisson porteur de métacercaires est ingéré par un sandre. Le cheminement des cercaires engendre des lésions de type nécro-hémorragique (« pourriture des nageoires ») et l'invasion larvaire est d'autant plus profonde que la taille du poisson est faible. Pour les poissons réceptifs, à intensité larvaire égale, le risque d'infestation est inversement proportionnel à leur taille et donc, le plus souvent, à leur âge. La mortalité affecte principalement les sujets

pesant moins de 20 g. Chez ces sujets, la pénétration parasitaire est très profonde et peut atteindre la rate, les viscères et même le système nerveux central.

Face à des poissons réceptifs et en présence de sandres, réservoirs de vers adultes, le risque de l'infestation est d'autant plus élevé 1) que la densité des populations de dreissènes est grande, 2) qu'elle est constituée d'individus réceptifs au miracidium, 3) que la prévalence du parasitisme chez ces individus est élevée [> à 5 % ; nous en avons trouvé jusqu'à 33 % (de Kinkelin *et al.,* 1968)], 4) que les poissons exposés se trouvent à proximité des sources de formes infectantes. Cette proximité est favorisée par le comportement trophique des jeunes cyprinidés qui cherchent leur alimentation sur les colonies des dreissènes elles-même. Ce comportement explique d'ailleurs pourquoi la région péribuccale et les yeux sont le siège des lésions les plus graves. La présence des dreissènes est explicable par leur arrivée progressive, depuis le XIXe siècle, avec la navigation fluviale, à partir du bassin versant du Danube, les larves ayant voyagé fixées sur les coques des bateaux. L'implantation, puis l'expansion de ces mollusques a ensuite dépendu de plusieurs facteurs du biotope : la présence de supports solides immergés (portes d'écluse, fond pierreux, palplanches, épaves diverses, etc.), une teneur en calcium supérieure à 50 mg/l, une teneur en oxygène dissous au moins supérieure à 40 % de la saturation. Le réservoir de vers adultes, le sandre, a lui aussi colonisé naturellement les cours d'eau de France à partir du bassin versant du Danube par l'intermédiaire des canaux de navigation, et ces populations ont été largement dispersées par les repeuplements pratiqués en vue de compenser le recul du brochet, poisson de pêche sportive. Le sandre étant l'hôte spécifique de *B polymorphus,* l'infestation ne peut se faire sans lui. Pour résumer, le risque d'infestation par *B. polymorphus* est maximal dans les eaux navigables (la navigation favorise l'oxygénation des rives et autres supports des dreissènes), d'un contenu calcique ($CaCO_3$) supérieur ou égal à 50 mg/l, hébergeant du sandre et des dreissènes. Dans de telles conditions, le facteur thermique joue le rôle de révélateur : si la température se situe entre 20 et 30 °C, la maladie apparaît dans le milieu naturel ; aux températures supérieures, le cycle biologique est interrompu.

Infestation par Diplostomum spathaceum Rudolphi, 1819

Diplostomum spathaceum évolue entre un oiseau, un mollusque et un poisson qui est la cible de l'infestation clinique. Cette infestation est due à une larve, la métacercaire, qui atteint le cristallin du poisson cible (le ver pouvant s'échapper dans l'humeur vitrée de l'œil) et engendre une cécité compromettant la survie ou l'avenir économique du poisson en élevage. Le ver adulte habite la lumière du tube digestif d'une trentaine d'espèces d'oiseaux ichthyophages. Les œufs, émis avec les fèces, éclosent lorsqu'ils arrivent dans le milieu aquatique et libèrent le miracidium qui va infecter des mollusques pulmonés du genre *Lymnaea*. La phase de multiplication a lieu dans le mollusque, qui, à son tour, libère des furcocercaires nageuses. Ces cercaires pénètrent activement dans la cornée et rejoignent l'humeur vitrée ou le cristallin où elles se transforment en métacercaires (figure 345). Le cycle est accompli quand le poisson porteur de métacercaires est ingéré par un oiseau ichthyophage.

La cécité résultant de l'infestation larvaire, abolissant la réaction d'évitement, facilite la prédation et le maintien de l'infestation dans l'écosystème. Face à des poissons réceptifs et en présence d'oiseaux réservoirs de vers adultes, le risque de l'infestation est d'autant plus élevé 1) que la densité des populations de mollusques, hôtes intermédiaires, est grande, 2) qu'elle est constituée d'individus réceptifs au miracidium, 3) que la prévalence du parasitisme chez ces individus est élevée (> à 5 %), 4) que les poissons se trouvent à proximité des sources de formes infectantes. Ces conditions se trouvent réunies dans des environnements aquatiques peu profonds (inférieurs à 2 m), dotés d'une végétation aquatique abondante, dans lesquels l'eau est stagnante ou le courant très lent. Dans de tels sites, la concentration des poissons élevés en cage et l'apport de matières organiques (fumure) élèvent encore le risque de cette infestation. Les espèces de poissons réceptives sont très nombreuses.

Infestation par Sanguinicola spp Plehn, 1905

Les sanguinicolidés, qui comportent une douzaine de genres, évoluent entre deux hôtes : un mollusque et un poisson, chez lequel les adultes occupent la

lumière du cœur et des artères et pondent dans le torrent circulatoire. Les œufs se distribuent ainsi dans tous les tissus du poisson. Ils se trouvent piégés dans les capillaires et, principalement, ceux des branchies et des reins (figures 291, 318 et 325). Les œufs éclosent, libérant dans le sang les miracidiums. Ces derniers quittent les poissons en forant leur passage dans l'épithélium branchial. Une fois dans l'environnement aquatique, les miracidiums infectent des mollusques gastéropodes appartenant à différents genres (*Lymnaea*, *Radix*, *Valvata*, *Bithynia*, etc.). La phase de multiplication du parasite dans le mollusque conduit à la formation de furcocercaires qui sont émises dans le milieu aquatique et le cycle est fermé lorsqu'elles pénètrent activement dans le poisson, au niveau des épithéliums branchiaux et tégumentaires. Elles deviennent métacercaires, puis adultes. L'effraction branchiale par les miracidiums peut engendrer des troubles hémorragiques conduisant à des taux de mortalité élevés rapportés chez les juvéniles de carpes et de salmonidés. Par ailleurs, l'obstruction des capillaires par les œufs engendre des thromboses avec foyers d'infarctus en aval (Sommerville et Iqbal, 1991 ; Roberts, 2001). Chez les poissons âgés de plusieurs années, des néphropathies chroniques peuvent s'instaurer, faisant suite aux lésions inflammatoires engendrées par le matériel parasitaire restant dans les tissus.

Face à des poissons réceptifs et en présence de poissons réservoirs de vers adultes, le risque de l'infestation est d'autant plus élevé 1) que la densité des populations de mollusques hôtes intermédiaires est grande, 2) qu'elle est constituée d'individus réceptifs au miracidium, 3) que la prévalence du parasitisme chez ces individus est élevée (> 5 %), 4) que les poissons se trouvent à proximité des sources de formes infectantes. Ces conditions se trouvent réunies dans des environnements aquatiques peu profonds (< 4 m), dotés d'une végétation aquatique abondante, dans lesquels l'eau est stagnante ou le courant lent. La gravité de la maladie est accrue aux valeurs thermiques estivales, ce qui suggère le rôle de la température dans l'accélération de la cinétique du cycle biologique (Lucky, 1964 ; Bauer *et al.*, 1973).

Facteurs de risque des infections parasitaires à transmission vectorielle

Les parasites à transmission vectorielle appartiennent aux flagellés des genres *Trypanosoma* et *Cryptobia*, dont la transmission directe demeure également possible, et aux adéléorines (apicomplexes : hémogrégarinidés et dactylosomatidés). Les vecteurs sont essentiellement des sangsues marines et dulçaquicoles. Dans les cycles biologiques des parasites sanguins ainsi transmis (Burreson, 1995), ces vecteurs jouent le rôle d'hôtes définitifs, car c'est chez eux que prennent place les stades sexués de la reproduction parasitaire. La spécificité vectorielle des parasites apparaît variable à la lumière du peu d'éléments qui en sont connus, mais cette spécificité semble plutôt rare (Burreson, 1995).

Les facteurs de risque sont les suivants : 1) le jeune âge des poissons réceptifs ; 2) la coexistence, dans le milieu, de poissons porteurs de parasites et d'une densité élevée des populations vectorielles ; 3) la prévalence et l'abondance de l'infection chez ces vecteurs ; 4) dans le cas des élevages en étang, l'absence de périodes d'assec permettant de réaliser un vide sanitaire. Néanmoins, le risque d'infection vectorielle chez le poisson apparaît plus théorique que pratique. En effet, les maladies qui en résultent sont rarement observées chez les poissons à l'exception de la cryptobiose à *C. salmositica* dont des foyers ont été signalés dans la région nord-ouest des États-Unis et en Colombie britannique, mais dont la gravité est difficile à apprécier.

Conclusions

Très nombreux sont les parasites susceptibles d'affecter les poissons sauvages ou d'élevage, dans quelque milieu aquatique que ce soit. De plus, la présence de parasites n'est pas toujours associée à des signes cliniques et à des mortalités. La grande variété des espèces impliquées dans ces processus, l'importance majeure des conditions du biotope, la complexité des modes de contamination, les spécificités d'espèces expliquent les difficultés que rencontre le praticien en présence de pathologie : quelle est la part du ou des parasites observés dans les symptômes rapportés ? Le parasitisme est-il premier ou secondaire à d'autres facteurs environnementaux, zootechniques ou infectieux ?

Si, en élevage classique, un certain nombre d'affections parasitaires sont documentées et répertoriées, il n'en est pas de même dans les milieux sauvages et tous les travaux visant à domestiquer de nouvelles espèces de poissons exposent l'expérimentateur à la déconvenue occasionnée par l'explosion d'une nouvelle affection parasitaire dont la gravité n'était pas soupçonnée d'après les données du milieu naturel.

De telles tentatives devraient toujours être accompagnées, dès les premiers temps de la mise en domestication, d'un volet de suivi sanitaire comprenant un bilan sanitaire exhaustif initial, si possible quantitatif, afin d'apprécier objectivement l'évolution des populations de parasites identifiées.

Dans les conditions de l'élevage intensif, voire semi-intensif, la réussite sera tributaire de l'observation attentive du comportement des poissons et de l'évolution de la couleur de leur tégument, de l'examen microscopique des surfaces cutanées et branchiales d'animaux régulièrement prélevés dans la structure d'élevage considérée, à quoi s'ajoutera dans le cas des étangs une bonne connaissance du biotope initial.

Références bibliographiques

Adl S.M., Leander B.S., Simpson A.G.B. et al., 2007. Diversity, nomenclature, and taxonomy of protists. Syst. Biol., 56, 684-689.

Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A. et al., 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. J. Eukaryot. Microbiol., 52, 399-451.

Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E. et al., 2012. The revised classification of eucaryotes. J. Eukaryot. Microbiol., 59, 429-493.

Alvarez-Pellitero P., 2008. Fish immunity and parasite infections: from innate immunity to immunoprophylactic prospects. Vet. Immunol. Immunopathol., 126, 171-198.

Alvarez-Pellitero P., Quiroga M.I., Sitjà-Bobadilla A., Redondo M.J., Palenzuela O., Padrós F., Vázquez S., Nieto J.M., 2004. Cryptosporidium scophthalmi n. sp. (Apicomplexa: Cryptosporidiidae) from cultured turbot, Scophthalmus maximus L. Light and electron microscope description and histopathological study. Dis. Aquat. Org., 63, 133-145.

Amin O.M., 1985. Classification. In : Biology of the Acanthocephala (D.W.T. Crompton, Nickol B.B., eds), Cambridge University Press, London, UK, 27-72.

Amin OM., 1987. Key to the families and subfamilies of Acanthocephala with the erection of a new class (Polyacanthocephala) and a new order (Polyacanthorhynchida). J. Parasitol., 73, 1216-1219.

Amin O.M., Heckmann R.A., 1992. Description and pathology of Neoechinorhynchus idahoensis n. sp. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) in Catostomus columbianus from Idaho. J. Parasitol., 78, 34-39.

Anderson R.C., Chabaud A.G., Willmott S. et al., 1974-1983. CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, vol. 1-10. Commonwealth

Agricultural Bureaux, Farnham Royal, UK.

Apakupakul K., Siddall M.E., Burreson E.M., 1999. Higher level relationships of leeches (Annelida; Clitella: Euhirudinea) based on morphology and gene sequences. Mol. Phylogenet. Evol., 12, 350-359.

Arthur J.R., Margolis L., 1975. Two species of Myxobilatus (Myxosporidia: Myxobilatidae) from freshwater fishes of Western Canada, with description of M. yukonensis sp. Nov. Can. J. Zool., 53, 1663-1668.

Bakke T.A., Cable J., Harris P.D., 2007. The biology of gyrodactylid monogeneans: the “Russian-doll killers”. Adv. Parasitol., 64, 161-276.

Baldauf S.L., 2008. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes. J. Syst. Evol., 46, 263-273.

Barta J.R., 2000. Suborder Adeleorina Léger, 1911. In : An Illustrated Guide to the Protozoa, 2nd ed., vol. 1 (J.J. Lee, G.F. Leedale, P. Bradbury, eds), Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas, USA, 305-318.

Bartholomew J.L., Reno P.W., 2002. Review: the history and dissemination of whirling disease. In : Whirling Disease: Reviews and Current Topics (J.L. Bartholomew, C.J. Wilson, eds), American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA, 3-24.

Bartoli P., Boudouresque C.F., 2007. Effect of the digenean parasites of fish on the fauna of Mediterranean lagoons. Parassitologia, 4, 111-117.

Baska F., Molnar K., 1988. Blood stages of Sphaerospora spp. (Myxosporea) in cyprinid fishes. Dis. Aquat. Org., 5, 23-28.

Basson L., Van As J.G., 1989. A further contribution to the taxonomy of the Trichodinidae (Ciliophora: Peritrichia) and a review of the taxonomic status of some fish ectoparasitic trichodinids. Syst. Parasitol., 14, 157-179.

Basson L., Van As J.G., 2006. Trichodinidae and other ciliophorans (Phylum Ciliophora). In : Fish Diseases and Disorders, vol. 1. Protozoan

and Metazoan Infections (P.T.K. Woo, ed.), 2nd ed., Cabi International, Wallingford, UK, 154-182.

Baturo B., 1977. Bucephalus polymorphus Baer, 1827 and Rhipidocotyle illensis (Ziegler, 1883) (Trematoda, Bucephalidae): morphology and biology of developmental stages. Acta. Parasitol. Pol., 24, 203-220.

Bauer O.N., Mussemias V.A., Sreklow Y.A., 1973. Diseases of pond fishes. Israel Programme for Scientific Translation, Jerusalem.

Bauer O.N., 1987. Key to Parasites of Freshwater Fishes of the Fauna of the USSR, Part 3, Nauka, Leningrad, Russia, 583 p. [en russe]

Baxa D.V., Kelley G.O., Mukkatira K.S., Beauchamp K.A., Rasmussen C., Hedrick R.P., 2008. Arrested development of the myxozoan parasite, Myxobolus cerebralis, in certain populations of mitochondrial 16S lineage III Tubifex tubifex. Parasitol. Res., 102, 219-228.

Beauchamp K.A., Kelley G.O., Nehring R.B., Hedrick R.P., 2005. The severity of whirling disease among wild trout corresponds to the differences in genetic composition of Tubifex tubifex populations in central Colorado. J. Parasitol., 91, 53-60.

Becheikh S., Rousset V., Maamouri F., Ben Hassine O.K., Raibaut A., 1997. Pathological effects of Peroderma cylindricum (Copepoda: Pennelidae) on the kidneys of its pilchard host, Sardina pilchardus (Osteichthyes: Clupeidae), from Tunisian coasts. Dis. Aquat. Org., 28, 51-59.

Bel’kova N., Dzyuba E.V., Sukhanova E.V., 2008. Molecular-genetic detection of a nonpathogenic genotype of Spironucleus barkhanus (Diplomonadida: Hexamitidae) in the black Baikal grayling (Thymallus arcticus baicalensis Dybowski, 1874). Biol. Bull., 35, 219-221.

Ben Hassine O.K., 1983. Les copépodes parasites de poissons mugilidés en Méditerranée occidentale (côte française et tunisienne). Morphologie, bio-écologie, cycle évolutif, thèse de doctorat d’État, USTL Montpellier, 452 p.

Bennington E., Pratt I., 1960. The life history of the salmon-poisoning fluke, Nanophyetus salmincola (Chapin). J. Parasitol., 46, 91-100.

Beverley-Burton M., 1984. Monogenea and turbellaria. In : Guide to the parasites of fishes in Canada, Part 1 (Margolis L., Kabata Z., eds), Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 74, 5-209.

Bielecki A., Cichocka J.M., Jeleń I., Świątek P., Płachn B.J., Pikuła D., 2014. New data about the functional morphology of the chaetiferous leech-like annelids Acanthobdella peledina (Grube, 1851) and Paracanthobdella livanowi (Epshtein, 1966) (Clitellata, Acanthobdellida). J. Morphol., 275, 528-539.

Borda E., Siddall M.E., 2003. Arhynchobdellida (Annelida: Oligochaeta: Hirudinida): phylogenetic relationships and evolution. Mol. Phylogenet. Evol., 30, 213-225.

Brabec J., Kuchta R., Scholz T., 2006. Paraphyly of the Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Cestoda): circumscription of monophyletic clades based on phylogenetic analysis of ribosomal RNA. Int. J. Parasitol., 36, 1535-1541.

Bray R.A., 2005. Family Acanthocolpidae Lühe, 1906. In: Keys to the Trematoda, vol. 2 (A. Jones, R.A. Bray, D.I. Gibson, eds). CABI Publishing and Natural History Museum, Wallingford, 603-619.

Bray R.A., Webster B.L., Bartoli P., Littlewood D.T.J., 2005. Relationships within the Acanthocolpidae Lühe, 1906 and their place among the Digenea. Acta Parasitol., 50, 281-291.

Bray R., Gibson D., Jones A., 2008. Keys to the Trematoda, vol. 3, CABI International, Wellingford, UK, 824 p.

Brinker A., Hamers R., 2007. Evidence for negative impact of plerocercoid infection of Triaenophorus nodulosus on Perca fluviatilis L. stock in Upper Lake Constance, a water body undergoing rapid reoligotrophication. J. Fish. Biol., 71, 29-147.

Brown E.M,, 1963. Studies on Cryptocaryon irritans Brown. Progress in Protozoology. In: Proceedings of the 1st International Congress on Protozoology, Academic Press, New York, 284-287.

Brugerolle G., 1991. Flagellar and skeletal systems in amitochondrial flagellates: Archamoeba, Metamonada and Parabasala. Protoplasma, 164, 70-90.

Bruno D.W., 1992. Ichthyobodo sp. on farmed Atlantic salmon, Salmo salar L., reared in the marine environment. J. Fish. Dis., 15, 349-351.

Brusca R.C., Brusca G.J., 2002. Invertebrates. Sinauer Associates, Sunderland, Mass, USA, 936 p.

Buchmann K., Mellergaard S., Køie M., 1987. Pseudodactylogyrus infections in eel: a review. Dis. Aquat. Org., 3, 51-57.

Buchmann K., 1989. Relationship between host size of Anguilla anguilla and the infection level of the monogeneans Pseudodactylogyrus spp. J. Fish. Biol., 35, 599-601.

Budiño B., Lamas J., González A., Pata M.P., Devesa S., Arranz J.A., Leiro J., 2011. Coexistence of several Philasterides dicentrarchi strains on a turbot fish farm. Aquaculture, 322/323, 23-32.

Bullock W.L., 1966. Entamoeba gadi sp. nov. from the rectum of the pollock Polachius virens (L., 1758), with some observations on its cytochemistry. J. Parasitol., 52, 679-684.

Burger M., Cribb T., Adlard R., 2007. Patterns of relatedness in the Kudoidae with descriptions of Kudoa chaetodoni n. sp. and K. lethrini n. sp. (Myxosporea: Multivalvulida). Parasitology, 134, 669-681.

Burger M.A., Adlard R.D., 2010. Phenotypic variation in a significant spore character in Kudoa (Myxosporea: Multivalvulida) species infecting brain tissue. Parasitology, 137, 1759-1772.

Burgess P.J., Matthews R.A., 1994. A standardized method for the in vivo maintenance of Cryptocaryon irritans (Ciliophora) using the grey mullet Chelon labrosus as an experimental host. J. Parasitol., 80, 288-292.

Burki F., Shalchian-Tabrizi K., Minge M., Skjæveland A., Nikolaev S.I., Jakobsen S.P., Pawlowski J., 2007. Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. PLoS ONE 2, 8:e790.

Burreson E.M., 1995. Phylum Annelida: Hirudinea as vectors and diseases agents. In : Fish Diseases and Disorders, vol. 1: Protozoan and Metazoan Infections (P.T.K. Woo, ed.), CABI International, Wallingford, UK, 599-629.

Callahan H.A., Litaker R.W., Noga E.J., 2002. Molecular taxonomy of the suborder Bodonina (Order Kinetoplastida), including the important fish parasite, Ichthyobodo necator. J. Eukaryot. Microbiol., 49, 119-128.

Callahan H.A., Litaker R.W., Noga E.J., 2005. Genetic relationships among members of the Ichthyobodo necator complex: Implications for the management of aquaculture stocks. J. Fish. Dis., 28, 111-118.

Canning E.U., Lom J., 1986. The microsporidia of fish. In : The Microsporidia of Vertebrates (E.U. Canning, J. Lom, eds), Academic Press, New York, USA, 1-16.

Canning E.U., Okamura B., 2003. Biodiversity and evolution of the Myxozoa. Adv. Parasitol., 56, 43-131.

Canning E.U., Curry A., Feist S.W., Longshaw M., Okamura B., 1999. Tetracapsula bryosalmonae n. sp. for PKX organism; the cause of PKD in Salmonid fish. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., 19, 203-206.

Cavalier-Smith T., 2003. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. Europ. J. Protistol., 39, 338-348.

Chai J.Y., Murrell K.D., Lymbery A.J., 2005. Fish-borne parasitic zoonoses: Status and issues. Int. J. Parasitol., 35, 1233-1254.

Chai J.Y., Shin E.H., Lee S.H., Rim H.J., 2009. Foodborne intestinal flukes in Southeast Asia. Korean J. Parasitol., 47, S69-S102 Suppl.

Chen H.T., 1942. The metacercaria and adult of Centrocestus formosanus (Nishigori, 1924), with notes on the natural infection of rats and cats with C. armatus (Tanabe, 1922). J. Parasitol., 28, 284-298.

Chilmonczyk S., Cox W.T., Hedrick R.P., 1991. Enterocytozoon salmonis n. sp.: an intranuclear microsporidiurn from salmonid fish. J. Protozool., 38, 264-269.

Chilmonczyk S., Monge D., de Kinkelin P., 2002. Proliferative kidney disease: cellular aspects of the rainbow trout, Oncorhynchus mykiss (Walbaum), response to parasitic infection. J. Fish. Dis., 25, 217-226.

Chivers D.P., Wisenden B.D., Hindman C.J., 2007. Epidermal "alarm substance" cells of fishes maintained by non-alarm functions: possible defence against pathogens, parasites and UVB radiation. Proc. R. Soc. B., 274, 2611-2619.

Colorni A., Diamant A., 1993. Ultrastructural features of Cryptocaryon irritans, a ciliate parasite of marine fish. Eur. J. Protistol., 29, 425-434.

Cone D.K., 1995. Monogenea (Phylum Platyhelminthes). In : Fish Diseases and Disorders, vol. 1: Protozoan and Metazoan Infections (P.T.K. Woo, ed.), CAB International, Wallingford, UK, 289-327.

Cribb T.H., Bray R.A., Littlewood D.T.J., Pichelin S.P., Herniou E.A., 2001. The Digenea. In : Interrelationships of the Platyhelminthes (D.T.J. Littlewood, R.A. Bray, eds), Taylor and Francis, London, 168-185.

Crompton D.W.T, Nickol B.B., 1985. Biology of the Acanthocephala. Cambridge University Press, 519 pp.

Crosbie P.B.B., Bridle A.R., Cadoret K., Nowak B.F., 2012. In vitro cultured Neoparamoeba perurans causes amoebic gill disease in Atlantic salmon and fulfils Koch’s postulates. Int. J. Parasitol., 42, 511-515.

Cross J.H., 1992. Intestinal capillariasis. Clin. Microbiol. Rev., 5, 120-129.

Cuvelier M.L., Ortiz A., Kim E., Moehlig H., Richardson D.E., Heidelberg J.F., Archibald J.M. Worden A.Z., 2008. Widespread distribution of a unique marine protistan lineage. Environ. Microbiol., 10, 6, 1621-1634.

Daengsvang S., 1980. A Monograph on the Genus Gnathostoma and Gnathostomiasis in Thailand, Southeast Asian Medical Information Center (SEAMIC), International Medical Foundation of Japan, Tokyo, 85 p.

Davies A.J., 1995. The biology of fish haemogregarines. Adv. Parasitol., 36, 118-203.

Davies A.J., Ball S.J., 1993. The biology of fish coccidia. Adv. Parasitol., 32, 293-366.

Davies A.J., Johnston M.R.L., 2000. The biology of some intraerythrocytic parasites of fishes, amphibia and reptiles. Adv. Parasitol., 45, 2-107.

Davies A.J., Smit N.J., 2001. The life cycle of Haemogregarina bigemina (Adeleina: Haemogregarinidae) in South African hosts. Folia Parasitol., 48, 169-177.

Davies A.J., Smit N.J., Seddon P.M., Wertheim D., 2004. Haemogregarina bigemina (Protozoa : Apicomplexa : Adeleorina) - past, present and future. Folia Parasitol., 51, 99-104.

Delamare-Deboutteville C., 1951. Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Act Sci Ind, Paris, Hermann, 1160 p.

Denis A., Gabrion C., Lambert A., 1983. Présence en France de deux parasites d'origine est-asiatique : Diplozoon nipponicum Goto, 1891 (Monogenea) et Bothriocephalus acheilognathi Yamaguti, 1934 (Cestoda) chez Cyprinus carpio (Teleostei, Cyprinidae). Bull. Fr. Piscic., 289, 128-134.

Diamant A., 1987. Ultrastructure and pathogenesis of Ichthyobodo sp. from wild common dab, Limanda limanda L., in the North Sea. J. Fish. Dis., 10,

241-247.

Diamant A., Lom J., Dyková I., 1994. Myxidium leei n.sp., a pathogenic myxosporean of cultured sea bream Sparus aurata. Dis. Aquat. Org., 20, 137-141.

Dias R.J.P., Cabral A.F., Siqueira-Castro I.C.V., da Silva-Neto I.D., D'Agosto M., 2010. Morphometric study of a Brazilian strain of Carchesium polypinum (Ciliophora: Peritrichia) attached to Pomacea figulina (Mollusca: Gastropoda), with notes on a high infestation. Zoologia, 27, 483-488.

Dick T.A., Nelson P.A., Choudhury A., 2001. Diphyllobothriasis: Update on human cases, foci, patterns and sources of human infections and future considerations. Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health, 32, 59-76.

Dickerson H.W., 2012. Ichthyophthirius multifiliis. In : Fish parasites: Pathobiology and protection (P.T.K. Woo, K. Buchmann, eds), CABI Publ. 55-72.

Dickerson H.W., Dawe D.L., 1995. Ichthyophthirius multifiliis and Cryptocaryon irritans (Phylum Ciliophora). In : Fish Diseases and Disorders, vol. 1: Protozoan and Metazoan Infections (P.T.K. Woo, ed.), Cabi International, Wallingford, UK, 181-227.

Dillmann A., Mortazavi A. Sternberg P.W., 2012. Incorporating genomics into the toolkit of nematology. J. Nematol., 44/2, 191-205.

Doležel D., Jirku M., Maslov D.A., Lukeš J., 2000. Phylogeny of the bodonid flagellates (Kinetoplastida) based on small-subunit rRNA gene sequences. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 50, 1943-1951.

Dollfus R.P., 1958. Cours d'helminthologie. 1. Trématodes, sous-classe Aspidogastrea. Ann. Parasitol., 33, 307-395.

Dollfus R.P., Trilles J.P., 1976. À propos de la collection RP Dollfus, mise au point sur les Cymothoidiens jusqu'à présent récoltés sur des Téléostéens

du Maroc et de l'Algérie. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, 3e série, 390 (272), 821-830.

Dragesco A., Dragesco J., Coste F., Gasc C., Romestan B., Raymond J.C., Bouix G., 1995. Philasterides dicentrarchi, n. sp., (Ciliophora, Scuticociliatida), a histophagous opportunistic parasite of Dicentrarchus labrax (Linnaeus, 1758), a reared marine fish. Eur. J. Protistol., 31, 327-340.

Dragesco J., Dragesco-Kernéis A., Fryd-Versavel G., 1986. Ciliés libres de l'Afrique intertropicale : introduction à la connaissance et à l'étude des Ciliés (no 26), IRD Ed., Montpellier.

Dubois G., 1970. Synopsis des Strigeidae et des Diplostomatidae (Trematoda). Société neuchâteloise des Sciences naturelles, Université de Neuchâtel (Suisse). tome 10, fasc. 2, 271-723.

Dupont F., Petter A.J., 1988. Anguillicola, une épizootie plurispécifique en Europe. Apparition d'Anguillicola crassus (Nematoda, Anguillicolidae) chez l'anguille européenne Anguilla anguilla en Camargue, sud de la France. Bull. Fr. Pêche Piscic., 308, 38-41.

Dupouy-Camet J., Peduzzi R., 2004. Current situation of human diphyllobothriasis in Europe. Euro. Surveill., 9, 31-34.

Dyková I., Lom J., 1980. Tissue reaction to microsporidian infections in fish hosts. J. Fish. Dis., 3, 265-283.

Dyková I., 1995. Phylum Microspora. In : Fish Diseases and Disorders, vol. 1: Protozoan and Metazoan Infections (P.T.K.Woo, ed.), CABI International, Wallingford, UK, 149-180.

Dyková I., Figueras A., Peric Z., 2000. Neoparamoeba Page, 1987: Light and electronmicroscopic observations on six strains of different origin. Dis. Aquat. Org., 43, 217-223.

Dyková I., Nowak B.F., Crosbie P.B., Fiala I., Peckova H., Adams M.B., Machackova B., Dvorakova H., 2005. Neoparamoeba branchiphila n. sp.,

and related species of the genus Neoparamoeba Page, 1987: morphological and molecular characterization of selected strains. J. Fish. Dis., 28, 49-64.

Egusa S., 1985. Myxobolus buri sp. n. (Myxosporea: Bivalvulida) parasitic in the brain of Seriola quinqueradiata Temminck et Schlegel. Fish. Pathol., 19, 239-244.

Eiras J.C., 1990. Observations on erythrocytes abnormalities in fish. Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol., 10, 64-67.

Elliot A.M., 1973. Biology of Tetrahymena. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, PA.

El-Matbouli M., Fischer-Scherle T., Hoffman R.W., 1992. Present knowledge on the life cycle, taxonomy, pathology and therapy of some Myxosporea spp. important for freshwater fish. Ann. Rev. Fish. Dis., 2, 367-402.

El-Matbouli M., McDowell T.S., Antonio D.B., Andree K.B., Hedrick R.P., 1999. Effect of water temperature on the development, release and survival of the triactinomyxon stage of Myxobolus cerebralis in its oligochaete host. Int. J. Parasitol., 429, 627-641.

El-Matbouli M., Hoffmann R.W., Schöl H., McDowell T., Hedrick R.P., 1999. Whirling disease: host specificity and interaction between the actinosporean stage of Myxosoma cerebralis and rainbow trout Oncorhynchus mykiss. Dis. Aquat. Org., 35, 1-12.

Erséus C., Wetzel M.J., Gustavsson L., 2008. ICZN rules - a farewell to Tubificidae (Annelida, Clitellata). Zootaxa, 1744, 66-68.

Evans N.M., Lindner A., Raikova E.V., Collins A.G., Cartwright P., 2008. Phylogenetic placement of the enigmatic parasite, Polypodium hydriforme, within the Phylum Cnidaria. BMC Evol. Biol., 8, 139-150.

Fard M.R.S., Jørgensen A., Sterud E., Bleiss W., Poynton S.L., 2007. Ultrastructure and molecular diagnosis of Spironucleus salmonis

(Diplomonadida) from rainbow trout Oncorhynchus mykiss in Germany. Dis. Aquat. Org., 75, 37-50.

Fiala I., 2008. Myxozoa. (under construction). http://tolweb.org/Myxozoa/2460/2008.07.10 in The Tree of Life Web Project, http://tolweb.org/ (consulté le 10 juillet 2008).

Fiala I., Bartošová P., 2010. History of myxozoan character evolution on the basis of rDNA and EF-2 data. BMC Evol. Biol., 10, 228 - 241.

Fournie J.W., Hawkins W.E., Overstreet R.M., 1985. Calyptospora empristica n. sp. (Eimeriorina: Calyptosporidae) from the liver of the starhead topminnow, Fundulus notti. J. Protozool., 32, 542-547.

Freeman M.A., Kristmundsson Á., 2013. Ultrastructure of Nucleospora cyclopteri, an intranuclear microsporidian infecting the Atlantic lumpfish (Cyclopterus lumpus L.). Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., 33, 195-198.

Freeman M.A., Sommerville C., 2011. Original observations of Desmozoon lepeophterii, a microsporidian hyperparasite infecting the salmon louse Lepeophtheirus salmonis, and its subsequent detection by other researchers. Parasit. vectors, 4, 231.

Freeman M.A., Bell A.S., Sommerville C., 2003. A hyperparasitic microsporidian infecting the salmon louse, Lepeophtheirus salmonis: an rDNA-based molecular phylogenetic study. J. Fish. Dis., 26, 667-676.

Freeman M.A., Yokoyama H., Ogawa K., 2004. A microsporidian parasite of the genus Spraguea in the nervous tissues of the Japanese anglerfish Lophius litulon. Folia Parasitol., 51, 167-176.

Freeman M.A., Kasper J.M., Kristmundsson Á., 2013. Nucleospora cycloptera n. sp., an intranuclear microsporidian infecting wild lumpfish, Cyclopterus lumpus L., in Icelandic waters. Parasit. vectors, 6, 49.

Fried B., Thaddeus K., Graczyk L.T., 2004. Food-borne intestinal trematodiases in humans. Parasitol. Res., 93, 159-170.

Gao F., Strüder-Kypke M., Yi Z., Miao M., Al-Farraj S.A., Song W., 2012. Phylogenetic analysis and taxonomic distinction of six genera of pathogenic scuticociliates (Protozoa, Ciliophora) inferred from small-subunit rRNA gene Sequences. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 62, 246-256.

Gay M., Okamura B., de Kinkelin P., 2001. Evidence that infectious stages of Tetracapsula bryosalmonae for rainbow trout Oncorhychus mykiss are present throughout the year. Dis. Aquat. Org., 46, 31-40.

Genten F., Terwinghe E., Danguy A., 2011. Histologie illustrée du poisson. Quae, Versailles, France. 505 p.

Gérard J.P., de Kinkelin P., 1971. Traitement de l’acanthocéphalose de la truite arc-en-ciel. Essai de cinq anthelmintiques. La Pisciculture Française, no 26, 22-27.

Gestal C., Novoa B., Posada D., Figueras A., Azevedo C., 2006. Perkinsoide chabelardi n. gen., a protozoan parasite with an intermediate evolutionary position: possible cause of the decrease of sardine fisheries? Environ. Microbiol., 8/6, 1105-1114.

Gharbi K., Glover K.A., Stone L.C., MacDonald E.S., Matthews L., Grimholt U., Stear M.J., 2009. Genetic dissection of MHC-associated susceptibility to Lepeophtheirus salmonis in Atlantic salmon. BMC Genetics, 10, 20.

Giannetto S., De Vico G., Ferlazzo M., Giannitelli G., Canestri Trotti G., 2000. Metacercariae of Transversotrema laruei (Digenea: transversotrematidae) parasite of black molly (Poecilia mollinesia). Parassitologia 42, Supplt.1, 171.

Gibson D.I., Timofeeva T.A., Gerasev P.I., 1996. A catalogue of the nominal species of the monogenean genus Dactylogyrus Diesing, 1850 and their host genera. System. Parasitol., 35, 3-48.

Gibson D.I., Jones A., Bray R.A., 2002. Keys to the Trematoda, vol. 1, CABI Publishing, Wallingford, UK, 521 p.

Gill E.E., Fast N.M., 2006. Assessing the microsporidia-fungi relationship: Combined phylogenetic analysis of eight genes. Gene, 375, 103-109.

Gleeson R.J., Bennett M.B., Adlard R.D., 2010. First taxonnomic description of multivalvulidan myxosporean parasites from elasmobranchs: Kudoa hemiscylii n. sp. and Kudoa carcharini n. sp. (Myxosporea: Multivalvulidae). Parasitology, 137, 1885-1898.

Glover K.A., Grimholt U., Bakke H.G., Nilsen F., Storset A., Skaala Ø., 2007. Major histocompatibility complex (MHC) variation and susceptibility to the sea louse Lepeophtheirus salmonis in Atlantic salmon Salmo salar. Dis. Aquat. Org., 76/1, 57-65.

Golvan Y.J., 1959. Le phylum des Acanthocephala. Deuxième note. La classe des Eoacanthocephala Van Cleave, 1936. Ann. Parasitol., 34, 5-52.

Golvan Y.J., 1969. Systématique des acanthocéphales (Acanthocephala Rudolphi 1801). Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. sér. A Zool., 57, 1-373.

Golvan Y.J, de Buron I., 1988. Les hôtes des acanthocéphales. II- Les hôtes définitifs. 1 Poissons. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 63, 349-375.

Gómez F., 2012. A checklist and classification of living dinoflagellates (Dinoflagellata, Alveolata). CICIMAR Oceánides, 27, 65-140.

Gong Y.C., Yu Y.H., Villalobo E., Zhu F.Y., Miao W., 2006. Reevaluation of the phylogenetic relationship between mobilid and sessilid peritrichs (Ciliophora, Oligohymenophorea) based on small subunit rRNA genes sequences. J. Eukaryot. Microbiol., 53, 397-403.

Gong Y.C., Xu K.D., Zhan Z.F., Yu Y.H., Li X.M., Villalobo E., Feng W.S., 2010. Alpha-tubulin and small subunit rRNA phylogenies of peritrichs are congruent and do not support the clustering of mobilids and sessilids (Ciliophora, Oligohymenophorea). J. Eukaryot. Microbiol., 57, 265-272.

Grabner D.S., El-Matbouli M., 2008. Transmission of Tetracapsuloides bryosalmonae (Myxozoa: Malacosporea) to Fredericella sultana (Bryozoa: Phylactolaemata) by various fish species. Dis. Aquat. Org., 79/2, 133-139.

Graczyk TK., 2008. Fish, amphibians and reptiles. In : Cryptosporidium and Cryptosporidiosis, 2nd ed (R. Fayer, L. Xiao, eds), CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 387-394.

Grassé P.P., 1970. Embranchement des Myxozoaires. In : Zoologie 1, Invertébrés, 2e ed (P.P. Grassé, R.A. Poisson, O. Tuzet, eds), Masson, Paris, 935 p.

Grolière C.A., Léglise M., 1977. Paranophrys carcini n. sp., cilié Philasterina récolté dans l'hémolymphe du crabe Cancer pagurus Linné. Protistologica, 13, 505-509.

Grossel G.W., Dyková I., Handlinger J., Munday B.L., 2003. Pentacapsula neurophila sp.n. (Multivalvulida) from the central nervous system of striped trumpeter, Latris lineata (Forster). J. Fish Dis., 26 (6), 315-320.

Grossel G.W., 2005. Kudoa neurophila in Striped Trumpeter: Identification, Diagnostic Development and Histopathology, PhD Thesis, University of Tasmania, 137 p.

Guillaume C., Douêllou L., Romestand B., Trilles J.P., 1985. Influence d'un parasite hématophage, Lernaeocera branchialis (L., 1767) (Copépode, Penellidae), sur les constantes érythrocytaires de son hôte, Merluccius merluccius (L., 1758). Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit., 47, 55-61.

Gunter N., Adlard R., 2010. The demise of Leptotheca Thélohan, 1895 (Myxozoa: Myxosporea: Ceratomyxidae) and assignment of its species to Ceratomyxa Thélohan, 1892 (Myxosporea: Ceratomyxidae), Ellipsomyxa Køie, 2003 (Myxosporea: Ceratomyxidae), Myxobolus Bütschli, 1882 and Sphaerospora Thélohan, 1892 (Myxosporea: Sphaerosporidae). Syst. Parasitol., 75, 81-104.

Haas W., 1994. Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success. Parasitology, 109 (Suppl.), S15-S29.

Haas W., Haberl B., Hofmann M., Kerschensteiner S., Ketzer U., 1999. Theronts of Ichthyophthirius multifiliis find their fish hosts with complex

behavior patterns and in response to different chemical signals. Tokai J. Exp. Clin. Med., 23, 329-331.

Haas W., Wulff C., Grabe K., Meye V., Haeberlein S., 2007. Navigation within host tissues: cues for orientation of Diplostomum spathaceum (Trematoda) in fish towards veins, head, and eye. Parasitology, 134, 1013-1023.

Hallett S.L., Atkinson S.D., Holt R.A., Banner C.R., Bartholomew J.L., 2006. A new myxozoan from feral goldfish (Carassius auratus). J. Parasitol., 92, 357-363.

Harrell L.W., Elston R.A., Scott T.M., Wilkinson M.T., 1986. A significant new systemic disease of net-pen reared chinook salmon (Oncorynchus tshawytscha) broodstock. Aquaculture, 55, 249-262.

Harris P.D., Shinn A.P., Cable J., Bakke T.A., 2004. Nominal species of the genus Gyrodactylus von Nordmann 1832 (Monogenea, Gyrodactylidae) with a list of principal host species. Syst. Parasitol., 59, 1-27.

Hedrick R.P., MacConnell E., de Kinkelin P., 1993. Proliferative kidney disease of salmonid fish. Ann. Rev. Fish Dis., 3, 277-290.

Hedrick R.P., El-Matbouli M., Adkison M.A., MacConnell E., 1998. Whirling disease: re-emergence among wild trout. Immunol. Rev., 166, 365-376.

Hedrick R.P., Baxa D.V., de Kinkelin P., Okamura B., 2004. Malacosporean-like spores in urine of rainbow trout react with antibody and DNA probes to Tetracapsuloides bryosalmonae. Parasitol. Res., 92, 81-88.

Hendrickson G.L., 1979. Ornithodiplostomum ptychocheilus: migration to the brain of the fish intermediate host, Pimephales promelas. Expl. Parasitol., 48, 245-258.

Henneguy L.F., 1883. Sur un infusoire flagellé ectoparasite des poissons. C. R. Acad. Sci., 96, 658-660.

Hodda M., 2011. Phylum Nematoda Cobb 1932. In : Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Z.Q. Zhang, ed.), Zootaxa, 3148, 63-95.

Hoffman G.L., 1990. Myxobolus cerebralis: a worldwide cause of salmonid whirling disease. J. Aquat. Anim. Health, 2, 30-37.

Hoffman G.L., 1999. Parasites of North American Freshwater Fishes, Cornell University Press, Ithaca and London, USA and UK, 539 p.

Hoffman G.L., Fried B., Harvey J.E., 1985. Sanguinicola fontinalis sp. nov. (Digenea: Sanguinicolidae): a blood parasite of brook trout, Salvelinus fontinalis (Mitchill), and longnose dace, Rhinichthys cataractae (Valenciennes). J. Fish Dis., 8, 529-538.

Hoffman G.L., Landolt M., Camper J.E., Coats D.W., Stookey J.L., Burek J.D., 1975. A disease of freshwater fishes caused by Tetrahymena corlissi Thompson, 1955, and a key for identification of holotrich ciliates of freshwater fishes. J. Parasitol., 61, 217-223.

Hollande A., Cachon J., 1952. Un parasite des œufs de sardine : Ichthyodinium chabelardi nov. gen. nov. sp. (Péridinien parasite). C.R. Acad. Sci. III, 235, 976-977.

Hollande A., Cachon J., 1953. Morphologie et évolution d’un péridinien parasite des œufs de sardine (Ichthyodinium chabelardi). Bull. Trav. Stn. Aquic. Pêche Castiglione, 4, 321-331.

Hollande A., 1980. Identification du parasome (Nebenkern) de Janickina pigmentifera un symbionte (Perkinsiella amoebae nov. gen. - nov. sp.) apparenté aux flagellés kinetoplastidiés. Protistologica, 16, 613-625.

Hoover D.M., Hoerr E.J., Carlton W.W., Hinsman E.J., Ferguson H.W.,1981. Enteric cryptosporidiosis in a Naso tang, Naso lituratus Bloch and Schneider. J. Fish Dis., 4, 425-428.

Hsü H.F., Khaw O.K., 1937. Studies on Certain Problems of Clonorchis sinensis. III. On the Morphology of the Metacercaria, pp. 216-220.

Iglesias R., Paramá A., Alvarez M.F., Leiro J., Fernández J., Sanmartín M.L., 2001. Philasterides dicentrarchi (Ciliophora, Scuticociliatida) as the causative agent of scuticociliatosis in farmed turbot Scophthalmus maximus in Galicia (NW Spain). Dis. Aquat. Org., 46, 47-55.

Jalali B., Shamsi S., Barzegar M., 2005. Occurrence of Gyrodactylus spp (Monogenea: Gyrodactylidae) from Iranian freshwater fishes. Iranian J. Fish Sci., 4, 19-30.

James C., Wisenden B., Goater C.P., 2009. Epidermal club cells do not protect fathead minnows against trematode cercariae: A test of the anti-parasite hypothesis. Biol. J. Linn. Soc., 98, 884-890.

Janicki C., Rašín K., 1930. Bemerkungen über Cystoopsis acipenseri des Wolga-Sterlets, sowie über die Entwicklung dieses Nematoden im Zwischenwirt. Z. Wiss. Zool., A, 136, 1-37.

Jee B.Y., Kim K.H., Park S.I., Kim Y.C., 2000. A new strain of Cryptocaryon irritans from the cultured olive flounder Paralichthys olivaceus. Dis. Aquat. Org., 43, 211-215.

Jee B.Y., Kim Y.C., Park M.S., 2001. Morphology and biology of parasite responsible for scuticociliatosis of cultured olive flounder Paralichthys olivaceus. Dis. Aquat. Org., 47, 49-55.

Jensen K., 2005. Tapeworms of Elasmobranches (Part 1): A monograph on the Lecanocephaloidea (Platyhelminthes, Cestoda). Bull. Univ. Nebraska St. Mus., 18, 241 p.

Jia D., Songa W., Al-Rasheid K.A.S., Suna P., 2005. Description of Zoothamnium foissneri n. sp. and redescription of Z. duplicatum Kahl, 1933 and Z. mucedo Entz, 1884, three species of marine peritrichous ciliates. Eur. J. Protistol., 41, 45-56.

Jiménez-Guri E., Philippe H., Okamura B., Holland P.W.H., 2007. Buddenbrockia is a Cnidarian worm. Science, 317, 116-118.

Johnsen B.O., Jensen A.J., 1991. The Gyrodactylus story in Norway. Aquaculture, 98, 289-302.

Johnston B.R., Halton D.W., 1981. Occurrence of Bucephaloides gracilescens metacercariae in three species of gadoid fish. J. Fish Biol., 18, 685-691.

Johnstone J., 1914. Internal parasites and diseases conditions of fishes. Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc., XXVIII, 127-144.

Jones A., Bray R.A., Gibson D.I., 2005. Keys to the Trematoda, vol. 2, Cabi Publishing, Wallingford, UK, 745 p.

Jones J., Prosperi-Porta G., Dawe S., Taylor K., Goh B., 2004. Parvicapsula minibicornis in anadromous sockeye (Oncorhynchus nerka) and coho (Oncorhynchus kisutch) salmon from tributaries of the Columbia River. J. Parasitol., 90, 882-885.

Jones S.R.M., 2001. The occurrence and mechanisms of innate immunity against parasites in fish. Dev. Comp. Immunol., 25, 841-852.

Jørgensen A., Sterud E., 2006. The marine pathogenic genotype of Spironucleus barkhanus from farmed salmonids redescribed as Spironucleus salmonicida n. sp. J. Eukaryot. Microbiol., 53, 531-541.

Jørgensen A., Sterud E., 2007. Phylogeny of Spironucleus (Eopharyngia: Diplomonadida: Hexamitinae). Protist, 158, 247-254.

Jørgensen A., Torp K., Bjørland M.A., Poppe T.T., 2011. Wild Arctic char Salvelinus alpinus and trout Salmo trutta: hosts and reservoir of the salmonid pathogen Spironucleus salmonicida (Diplomonadida ; Hexamitidae). Dis. Aquat. Org., 97, 57-63.

Joyon L., Lom J., 1969. Etude cytologique, systématique et pathologique d'Ichthyobodo necator (Henneguy, 1883) Pinto, 1928 (Zooflagelle). J. protozool., 16, 703-719.

Jung S.J., Kitamura S., Song J.Y., Oh M.J., 2007. Miamiensis avidus (Ciliophora: Scuticociliatida) causes systemic infection of olive flounder Paralichthys olivaceus and is a senior synonym of Philasterides dicentrarchi. Dis. Aquat. Organ., 73/3, 227-34.

Kabata Z., 1967. The genus Haemobaphes (Copepoda: Lernaeoceridae) in the waters of British Columbia. Can. J. Zool., 45, 853-875.

Kabata Z., 1970. Crustacea as enemies of fishes. In : Diseases of Fishes, book 1 (S.F. Snieszko, H.R. Axelrod, eds), TFH Publications, Jersey City, NJ, USA, 171 p.

Kabata Z., 1979. Parasite Copepoda of British Isles. The Ray Society, 152, 468 p.

Kabata Z., 1984a. Diseases of pisces: Diseases caused by metazoans: crustaceans. In : Diseases of Marine Animals, 4 (part 1), Introduction: Pisces (O. Kinne, ed.), Biologische Anstalt Helgoland, Hambourg, 321-399.

Kabata Z., 1984b. Results of three investigations of the parasite fauna of several fishes of British Columbia. Can. Tech. Rep. Fish Aquat. Sci., 1303, 19 p.

Keeling P.J, Fast N.M., 2002. Microsporidia: biology and evolution of highly reduced intracellular parasites. Ann. Rev. Microbiol., 56, 93-116.

Kelley G.O., Zagmutt-Vergara F.J., Leutenegger C.M., Adkison M.A., Baxa D.V., Hedrick R.P., 2004. Identification of a serine protease gene expressed by Myxobolus cerebralis during development in rainbow trout Oncorhynchus mykiss. Dis. Aquat. Org., 59, 235-248.

Kent M.L., Sawyer T.K., Hedrick R.P., 1988. Paramoeba pemaquidensis (Sarcomastigophora: Paramoebidae) infestation of the gills of coho salmon Oncorhynchus kisutch reared in sea water. Dis. Aquat. Org., 5, 163-169.

Kent M.L., Elliot D.G., Groff J.M., Hedrick R.P., 1989. Loma salmonae (Protozoa: Microspora) infections in seawater reared coho salmon

Oncorhynchus kisutch. Aquaculture, 80, 211-222.

Kent M.L., Ellis J., Fournie J.W., Dawe S.C., Bagshaw J.W., Whitaker D.J., 1992. Systemic hexamitid (Protozoa: Diplomonadida) infection in pen-reared chinook salmon Oncorhynchus tshawytscha. Dis. Aquat. Org., 14, 81-89.

Kent M.L., Hedrick R.P., 1985. The biology and associated pathology of Goussia carpelli (Léger and Stanovitch) in goldfish Carassius auratus (Linnaeus). Fish Pathol., 20, 485-494.

Kent M.L., Andrée K.B., Bartholomew J.L. et al., 2001. Recent advances in our knowledge of the Myxozoa. J. Eukaryot. Microbiol., 48, 395-413.

Kent M.L., Wattral V.G., Whipps C.M., Cunningham M.E., Criscione C.D., Heidel J.R., Curtis L.R., Spitsbergen J., Markle D.F., 2004. A Digenean metacercaria (Apophallus sp.) and a Myxozoan (Myxobolus sp.) associated with vertebral deformities in cyprinid fishes from the Williamette River, Oregon. Dis. Aquat. Org., 16, 116-129.

Kent M.L., Speare D.J., 2005. Review of the sequential development of Loma salmonae (Microsporidia) based on experimental infections of rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) and Chinook salmon (O. tshawytscha). Folia Parasitol., 52, 63-68.

Kent M.L., Whitaker D.J., Dawe S.C., 1997. Parvicapsula minibicornis n. sp. (Myxozoa, Myxosporea) from the kidney of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) from British Columbia, Canada. J. Parasitol., 83, 1153-1156.

Kerans B.L., Zale A.V., 2002. The ecology of Myxobolus cerebralis. In : Whirling Disease: Reviews and Current Topics (J.L. Bartholomew, C.J. Wilson, eds), American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA, 145-166.

Khalil L.F., 1994. Order Diphyllidea van Beneden in Carus, 1863. In : Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates (L.F. Khalil, A. Jones, R.A. Bray, eds), CAB Int., Wallingford, 45-49.

Khalil L.F., Jones A., Bray R.A., 1994. Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates. CAB Int., Wallingford, U.K., 751 p.

Kim E., Graham L.E., 2008. Analysis Challenges the Monophyly of Archaeplastida and Chromalveolata. PLoS ONE 3, 7:e2621.

Kim S.M., Cho J.B., Kim S.K., NamY.K., Kim K.H., 2004a. Occurrence of scuticociliatosis in olive flounder Paralichthys olivaceus by Philasterides dicentrarchi (Ciliophora: Scuticociliatida). Dis. Aquat. Org., 62, 233-238.

Kim S.M., Cho J.B., Lee E.H., Kwon S.R., Kim S.K., Nam Y.K., Kim K.H., 2004b. Pseudocohnilembus persalinus (Ciliophora: Scuticociitida) is an additional species causing scuticociliatosis in olive flounder Paralichthys olivaceus. Dis. Aquat. Org., 62, 239-244.

Kimura T., Endo M., 1979. Whirling disease caused by trematode metacercariae. Fish Pathol., 13, 211-213 (en japonais avec résumé anglais).

King S., Scholz T., 2001. Trematodes of the family Opistorchiidae: a minireview. The Korean J. Parasitol., 39, 209-221.

Kinkelin P. de, Tuffery G., Leynaud G., Arrignon J., 1968. Étude épizootiologique de la bucéphalose larvaire à Bucephalus polymorphus (Baer, 1827) dans le peuplement piscicole du bassin de la Seine. Rech. Vét., 1, 77-98.

Kinkelin P. de, Gay M., Forman S., 2002. The persistence of infectivity of Tetracapsula bryosalmonae-infected water for rainbow trout, Oncorhynchus mykiss (Walbaum). J. Fish Dis., 25, 477-482.

Kinkelin P. de., 1980. Occurrence of a microsporidian infection in zebra danio Brachydanio rerio (Hamilton-Buchanan). J. Fish Dis., 3, 71-73.

Kirmse P., 1980. Observations on the pathogenicity of Haemogregarina sachai Kirmse, 1978, in farmed turbot Scophthalmus maximus (L.). J. Fish Dis., 3, 101-114.

Knell A.J., 1991. Malaria, United States: Oxford University Press, New York, 1-36.

Ko R.C., Anderson R.C., 1969. A revision of the genus Cystidicola Fisher, 1798 (Nematoda: Spirurudoidea) of the swimbladder of fishes. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26, 849-864.

Komiya Y., 1943. Study on metacercariae from fresh water fishes in China. (4). On metacercariae infested fresh water fishes in Hankow area. Shanghai Shizenkagaku Kenkyujo Iho, 14, 118-122 (en japonais).

Komiya Y., 1966. Clonorchis and clonorchiasis. Adv. Parasitol., 4, 53-1006.

Kozicka J., 1959. Parasites of fishes of Drużno lake (Parasitofauna of the biocoenosis of Drużno lake. Part VIII). Acta. Parasitol. Polon., 7, 1-72.

Kuchta R., Scholz T., Brabec J., Bray R.A., 2008. Suppression of the tapeworm order Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Eucestoda) and the proposal of two new orders, Bothriocephalidea and Diphyllobothriidea. Int. J. Parasitol., 38, 49-55.

Kumchoo K., Wongsawad C., Chai J.Y., Vanittanakom P., Rojanapaibul A., 2005. High prevalence of Haplorchis taichui metacercariae in Cyprinoid fish from Chiang Mai province, Thailand. Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health, 36, 451-455.

Kuperman B., 1981. Tapeworms of the Genus Triaenophorus, parasites of Fishes. US Department of the Interior and National Science Foundation, Washington, DC, 222 p.

Kuperman B.I., Matey V.E., 2000. Ectoparasites of Fish and Invertebrates of the Salton Sea. Salton Sea Svmposium, 2000, 12 p.

Kutschera U., Epshtein V.M., 2006. Nikolaj A. Livanow (1876-1974) and the living relict Acanthobdella peledina (Annelida, Clitellata). Annals of the History and Philosophy of Biology, 11, 85-98.

Lafferty K.D., Morris A.K., 1996. Altered behavior of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final hosts. Ecology, 77, 1390-1397.

Lambert A., 1997. Introduction des poissons dans les milieux aquatiques continentaux, Quid de leurs parasites ? Bull. Fr. Pêche Piscic., 344/345, 323-333.

Landau I., Marteau M., Golvan Y., Chabaud A.G., Boulard Y., 1975. Heteroxénie chez les coccidies intestinales des poissons. C.R. Hebd Séances Acad. Sci., Paris, Série D, 281, 1721-1723.

Larsson J.I., Ebert D., Vávra J., Voronin V.N., 1996. Redescription of Pleistophora intestinalis Chatton, 1907, a microsporidian parasite of Daphnia magna and Daphnia pulex, with establishment of the new genus Glugoides (Microspora, Glugeidae). Eur. J. Protistol., 32, 251-261.

Lautraite A., Blanc G., Thiery R., Daniel L., Vigneulle M., 1999. Gyrodactylids parasiting salmonids in Brittany and western Pyrénées water basins: Epidemiological features of infection and species composition. Bull. Fr. Pêche Piscic., 355, 305-325.

Laveran A., Mesnil F., 1901. Deux hémogrérarines nouvelles des poissons. C.R. Acad. Sci. Paris, 133, 572-577.

Laveran A., Mesnil F., 1902. Sur les hématozoaires des poissons marins. C.R. Acad. Sci. Paris, 135, 567-570.

Lavier G., 1936a. Protoopalina dubosqui n. sp. opaline parasite d'un poisson marin. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 14, 272-277.

Lavier G., 1936b. Sur quelques flagellés intestinaux des poissons marins. Ann. Parasitol., 14, 278-289.

Lecointre G., Le Guyader H., 2006. Classification phylogénétique du vivant (3e éd. revue et corrigée), Belin, Paris, 543 p.

Levy M.G., Flowers J.R., Poore M.F., Mullen J.E, Khoo L.H., Pote L.M., Paperna I., Dzikowski R. et al., 2002. Morphologic, pathologic, and genetic investigations of Bolbophorus species affecting cultured channel catfish in the Mississippi Delta. J. Aquat. Anim. Health, 14, 235-246.

Levy M.G., Litaker R.W., Goldstein R.J., Dykstra M.J., Vandersea M.W., Noga E.J., 2007. Piscinoodinium, a fish ectoparasitic dinoflagellate, is a member of the class Dinophyceae, subclass Gymnodiniphycidae: Convergent evolution with Amyloodinium. J. Parasitol., 93, 1006-1015.

Li L., Desser S.S., 1985. Three new species of Octosporella (Protozoa: Coccidia) from cyprinid fish in Algonquin Park, Ontario. Can. J. Zool., 63, 1859-1862.

Lindenstrøm T., Secombes C.J., Buchmann K., 2004. Expression of immune response genes in rainbow trout skin induced by Gyrodactylus derjavini infections. Vet. Immunol. Immunopathol., 97, 137-148.

Lom J., 1995. Trichodinidae and other ciliates (Phyllum Ciliophora). In : Fish Diseases and Disorders, vol. 1: Protozoan and Metazoans Infections (P.T.K. Woo, ed.), CABI International, Wallingford, UK, 229-262.

Lom J., 2001. Fish invading Dinoflagellates: a synopsis of existing and newly proposed genera. Folia parasitologica, 28, 3-11.

Lom J., 2002. A catalogue of described genera and species of microsporidians parasitic in fish. Syst. Parasitol., 53, 81-99.

Lom J., Čerkasovová A., 1974. Host-finding in invasive stages of Ichthyophthirius multifiliis. J. Protozool., 21, 457.

Lom J., Corliss J.O., 1967. Ultrastructural observations on the development of the microsporidian protozoon Plistophora hyphessobryconis Schaperclaus. J. Protozool., 14, 141-152.

Lom J., Dyková I., 1992. Protozoan Parasites of Fishes. Developments in Aquaculture and Fisheries Science 26, Elsevier Science Publ., Amsterdam, 315 p.

Lom J., Dyková I., 2005. Microsporidian xenomas in fish seen in wider perspective. Folia Parasitol., 52, 69-81.

Lom J., Dyková I., 2006. Myxozoan genera: Definition and notes on taxonomy, life-cycle terminology and pathogenic species. Folia Parasitol., 53, 1-36.

Lom J., McGeorge J., Feist S.W., Morris D., Adams A., 1997. Guidelines for the uniform characterisation of the actinisporidean stage of the phylum Myxozoa. Dis. Aquat. Org., 30, 1-9.

Lom J., Nigrelli R.F., 1970. Brooklynella hostilis n.g, n. sp., a pathogenic cyrtophorine ciliate in marine fishes. J. Protozool., 17, 224-232.

Lom J., Nilsen F., 2003. Fish microsporidia: Fine structural diversity and phylogeny. Int. J. Parasitol., 33, 107-127.

Lom J., Pike A.W., Dyková I., 1991. Myxobolus sandrae Reuss, 1906, the agent of vertebral column deformities of perch Perca fluvialitis in Northeast Scotland. Dis. Aquat. Org., 12, 49-53.

Longshaw M., Frear P., Feist S.W., 2003. Myxobolus buckei sp. n. (Myxozoa), a new pathogenic parasite from the spinal column of three cyprinid fishes from the United Kingdom. Folia Parasitol., 50, 251-262.

Longshaw M., Frear P.A., Feist S.W., 2005. Description, development and pathogenicity of myxozoan (Myxozoa Myxosporea) parasites of juvenile cyprinids. J. Fish. Dis., 28, 509-530.

Looss A., 1894. Die Distomen unsere Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwickelung des Distomenkörpers. Bibl. Zool. (Stuttg), 16, 1-296.

Looss A., 1899. Weitere Beiträge zur Kenntniss der Trematoden-Fauna Aegyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gleiderung des Genus Distomum. Retzius. Zool. Jarhb. Syst., 12, 521-784.

Loot G., Aulagnier S., Lek S., Thomas F., Guégan J.F., 2002. Experimental demonstration of a behavioural modification in a cyprinid fish, Rutilus rutilus (L.), induced by a parasite, Ligula intestinalis (L.). Can. J. Zool., 80, 738-744.

Loot G., Francisco P., Santoul F., Lek S., Guégan J.F., 2001. The three hosts of the Ligula intestinalis (Cestoda) life cycle in Lavernose-Lacasse gravel pit, France. Arch. Hydrobiol., 152, 511-525.

Lucky Z., 1964. Contribution to the pathology and pathogenicity of Sanguinicola inermis in juvenile carp. In : Parasitic Worms and Aquatic Conditions (R. Ergens, B. Rysavy, ed.), Czechoslovak Acad. Sci., 153-157.

Lynn D.H., 2003. Morphology or molecules: How do we identify the major lineages of ciliates (Phylum Ciliophora). Eur. J. Protistol., 39, 356-364.

Lynn D.H., 2008. The Ciliated Protozoa Characterization, Classification, and Guide to the Literature (3rd ed.), Springer-Verlag, Berlin, 606 p.

MacCallum G.A., MacCallum W.G., 1913. On Aspidogaster ringens and A. kemostoma n. sp. Zool. Jahrb. Syst., 34, 245-256.

MacGurk C., Morris D.J., Bron J.E., Adams A., 2005. The morphology of Tetracapsula bryosalmonae (Myxozoa: Myxosporea) spores released from Fredericella sultana (Bryozoa: Phylactolaemata). J. Fish. Dis., 28, 307-312.

MacLean J.D., Arthur J.R., Ward B.J., Gyorkos T.W., Curtis M.A., Kokoskin E., 1996. Common-source outbreak of acute infection due to the North American liver fluke Metorchis conjunctus. Lancet, 47, 154-158.

Maillard C., 1974. Cycle évolutif de Timoniella praeteritum (Looss, 1901) (Trematoda: Acanthostomidae) parasite de Morone labrax (Teleostei, Serranidae). Bull. Soc. Zool. Fr., 99, 245-257.

Maillard C., 1976. Distomatoses de poissons en milieu lagunaire, thèse de doctorat, Univ. Sci. Tech. Languedoc, 383 p.

Maillard C., Lambert A., Raibaut A., 1980a. Nouvelle forme de distomatose larvaire. Étude d'un trématode pathogène pour les alevins de daurade (Sparus aurata L 1758) en écloserie. C.R. Acad. Sci., 290, (série D), 535-538.

Maillard C., Lambert A., Raibaut A., 1980b. Dangers des mollusques en aquaculture. Piscic. Fr., (59), 25-28.

Martin J.W., Davis G.W., 2001. An Updated Classification of the Recent Crustacea. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Count., Science Series 39, 124 p.

Matisz C.E., Goater C.P., Bray D., 2010. Density and maturation of rodlet cells in brain tissue of fathead minnows (Pimephales promelas) exposed to trematode cercariae. Int. J. Parasitol., 40, 307-312.

Matthews B., Harmon L.J., M'Gonigle L., Marchinko K.B., Schaschl H., 2010. Sympatric and allopatric divergence of MHC genes In : Threespine Stickleback. PLoS ONE, 5(6), e10948.

Matthews C.G., Richards R.H., Shinn A.P., Cox D.I., 2013. Gill pathology in Scottish farmed Atlantic salmon, Salmo salar L., associated with the microsporidian Desmozoon lepeophtherii Freeman et Sommerville, 2009. J. Fish. Dis., 36, 861-869.

Matthews D., Cribb T., 1998. Digenetic trematodes of the genus Clinostomum Leidy, 1856 (Digenea: Clinostomide) from birds of Queensland, Australia, including C. wilsonii n. sp. from Egretta intermedia. Syst. Parasitol., 39,199-208.

Matthews R.A., 2005. Ichthyophthirius multifiliis (Fouquet) and ichthyopththiriosis in freshwater teleosts. Adv. Parasitol., 59, 159-241.

Measures L.N., 1988. Epizootiology, pathology and description of Eustrongylides tubifex (Nematoda: Diotophymatoidea) in fish. Can. J. Zool., 66, 2212-2222.

Meneses I., Vendrell C., Stratoudakis Y., 2003. Mackerel (Scomber scombrus) eggs parasitized by Ichthyodinium chabelardi in the north-east

Atlantic: an overlooked source of mortality. J. Plankton. Res., 25, 1177-1181.

Meseck E.K., French T.W., Grimmett S.G., Bartlett S.L., Wooster G.A, Getchell R.G., Schachte J.H. Jr, Bowser P.R., 2007. Gross and microscopic pathology associated with large cavernous lesions in muscle of chinook salmon from Lake Ontario. J. Wildl. Dis., 43, 111-115.

Miao M., Wang Y., Li L., Al-Rasheid K.A.S., Song W., 2009. Molecular phylogeny of the scuticociliate, Philaster (Protozoa, Ciliophora), with a description of a new species, P. apodigitiformis sp. nov. Syst. Biodiv., 7, 381-388.

Michel C., Maurand J., Loubès C., Chilmonczyk S., de Kinkelin P., 1989. Heterosporis finki, a microsporidian parasite of the angel fish Pterophyllum scalare: pathology and ultrastructure. Dis. Aquat. Org., 7, 103-109.

Miller P.E., 2009. Diagnosis, prevalence and prevention of the spread of the parasite Heterosporis sp. (Microsporidia, Pleistophoridae) in yellow perch (Perca flavescens) and other freshwater fish in Northern Minnesota, Wisconsin and the lake Ontario. MSc thesis, Univ. Wisconsin-La Crosse, 49 p.

Mitchell A.J., Overstreet R.M., Goodwin A.E., Brandt T.M., 2005. Spread of an exotic fish-gill trematode: a far-reaching and complex problem. Fisheries, 30, 11-16.

Mitchell A.J., Smith C.E., Hoffman G.L., 1982. Pathogenicity and histopathology of an unusuallly intense infection of white grubs (Posthodiplostomum minimum) in the fathead minnow Pimephales promelas. J. Wildl. Dis., 18, 51-57.

Mitra A.K., Bandyopadhyay P.K., 2009. Dipartiella kazubski sp. nov. (Ciliophora: Peritrichida), a new ectoparasitic trichodinid species from the gills of freshwater fishes in India. Protistology, 6, 33-38.

Molnár K., 2006. Phylum apicomplexa. In : Fish Diseases and Disorders, vol. 1: Protozoan and Metazoans Infections. 2nd ed., (P.T.K. Woo, ed.),

CABI International Wallingford, UK, 183-204.

Molnár K., Reinhardt M., 1978. Intestinal lesions in grasscarp Ctenopharyngodon idella (Valenciennes) infected with Balantidium ctenopharyngodonis Chen, 1955. J. Fish. Dis., 1, 151-156.

Monks S., 2001. Phylogeny of the Acanthocephala based on morphological characters. Syst. Parasitol., 48, 81-116.

Moore E., 1922. Octomitus salmonis, a new species of intestinal parasite in trout. Trans. Am. Fish. Soc., 52, 74-97.

Moravec F., 1980. Revision of nematodes of the genus Capillaria from European freshwater fishes. Folia Parasitol., 27, 309-324.

Moravec F., 1994. Parasitic Nematodes of Freshwater Fishes in Europe. Coedit. Academia, Praha and Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, 473 p.

Moravec F., Malmquist B., 1977. Records of Cucullanus truttae (Fabricius, 1794) (Nematoda: Cucullanidae) from Swedish brook lampreys, Lampetra planeri (Bloch). Folia Parasitol., 24, 323-329.

Mori K., Yamamoto K., Teruya K., Shiozawa S., Yoseda K., Sugaya T., Shirakashi S., Itoh N., Ogawa K., 2007. Endoparasitic dinoflagellate of the genus Ichthyodinium infecting fertilized eggs and hatched larvae observed in the seed production of leopard coral grouper Plectropomus leopardus. Fish Pathol., 42, 49-57.

Morris D.J., Adams A., 2006. Transmission of Tetracapsuloides bryosalmonae (Myxozoa: Malacosporea), the causative organism of salmonid proliferative kidney disease, to the freshwater bryozoan Fredericella sultana. Parasitology, 133, 701-709.

Morrison J.K., MacConnell E., Chapman P.F., Westgard R.L., 1990. A microsporidium-induced lymphoblastosis in chinook salmon Oncorhynchus tshawytscha. Dis. Aquat. Org., 8, 99-104.

Munday B., O'Donoghue P.J., Watts M., Rough K., Hawkesford T., 1997. Fatal encephalitis due to the scuticociliate Uronema nigricans in sea-caged, southern bluefin tuna Thunnus maccoyii. Dis. Aquat. Org., 30, 17-25.

Nehring R.B., Walker P.G., 1996. Whirling disease in the wild: the new reality in the intermountain west. Fisheries (Bethesda), 21, 28-30.

Nickerson W.S., 1902. Cotylogaster occidentalis n. sp. and a revision of the family Aspidobothridae. Zool. Jahrb. Syst., 15, 597-624.

Niewiadomska K., 2002. Diplostomoidea. In : Keys to the Trematoda, vol. 1 (D.I. Gibson, A. Jones, R.A. Bray, eds), Cabi Publishing, Wallingford, UK, 159-241.

Nigrelli, R.F., Ruggieri, G.D., 1966. Enzootics in the New York Aquarium caused by Cryptocaryon irritans Brown, 1951 (Ichthyophthirius marinus Sikama, 1961), a histophagous ciliate in the skin, eyes and gills of marine fishes. Zoologica, 51, 97-102.

Nylund S., Andersen L., Sævareid I., Plarre H., Watanabe K., Arnesen C.E., Karlsbakk E., Nylund A., 2011. Diseases of farmed Atlantic salmon Salmo salar associated with infections by the microsporidian Paranucleospora theridion. Dis. Aquat. Org., 94, 41-57.

Nylund S., Nylund A., Watanabe K., Arnesen C.E., Karlsbakk E., 2010. Paranucleospora theridion n. gen., n. sp. (Microsporidia, Enterocytozoonidae) with a Life Cycle in the Salmon Louse (Lepeophtheirus salmonis, Copepoda) and Atlantic Salmon (Salmo salar). J. Eukaryot. Microbiol., 57, 95-114.

Odhner T., 1900. Aporocotyle simplex n.g., ein neuer Typus von ecto parasitischen Trematoden. Zentbl. Bakt. Parasit. Kde., 27, 62-66. (In Germ.)

Økland A.L., 2012. The occurrence, pathology and morphological development of Paranucleospora theridion in salmon louse (Lepeophtheirus salmonis), thesis, Univ. Bergen, 94 p.

Olson P.D., Cribb T.H., Tkach V.V., Dray R.A., Littlewood D.T.J., 2003. Phylogeny and classification of the Digenea (Plathyhelminthes: Trematoda). Int. J. Parasitol., 33, 733-755.

Osset E.A., Fernandez M., Raga J.A., Kostadinova A., 2005. Mediterranean Diplodus annularis (Teleostei: Sparidae) and its brain parasite: Unforeseen outcome. Parasitol. Int., 54, 201-206.

Overstreet R.M., Curran S.S., Pote L.M., King D., Blend C.K., Grater WD., 2002. Bolbophorous damnificus n. sp. (Digenea: Bolbophoridae) from the channel catfish Ictalurus punctatus and American white pelican Pelicanus erythrorhynchos in the USA based on life-cycle and molecular data. Syst. Parasitol., 52, 81-96.

Page F.C., 1967. Taxonomic criteria for Limax Amoebae, with description of 3 new species of Hartmannella and 3 of Vahlkampfia. J. Protozool., 14, 499-521.

Page F.C., 1970. Two new species of Paramoeba from Maine. J. Protozool., 17, 421-427.

Palenzuela O., Rodondo M.J., Alvarez-Pellitero P., 2002. Description of Enteromyxum scophthalmi gen. nov., sp nov (Myxozoa), an intestinal parasite of turbot (Scophthalmus maximus L.) using morphological and ribosomal RNA sequence data. Parasitology, 124, 369-379.

Palm H.W., 2004. The Trypanorhyncha Diesing, 1863, PKSPL-IPB Press, Bogor, Indonesia, 710 p.

Paperna I., 1995. Digenea (Phylum Platyhelminthes). In : Fish Diseases and Disorders, vol. 1: Protozoan and Metazoan Infections (P.T.K. Woo, ed.), CAB International, Wallingford, UK, 329-389.

Pauley G., 1974. Fish sporozoa: extraction of antigens from Myxosoma cerebralis which mimic tissue antigens of rainbow trout (Salmo gairdneri, Rafinesque). J. Fish. Res. Board. Can., 31, 1481-1484.

Paull R.A., Matthews G.C., 2001. Spironucleus vortens, a possible cause of hole-in-the-head disease in cichlids. Dis. Aquat. Org., 45, 197-202.

Pekkarinen M., Lom J., Nilsen F., 2002. Ovipleistophora gen. n., a new genus for Pleistophora mirandellae-like microsporidie. Dis. Aquat. Org., 48, 133-142.

Park C.W., Kim J.S., Joo H.S., Kim J., 2009. A human case of Clinostomum complanatum infection in Korea. Korean J. Parasitol., 47, 401-404.

Perkins P.S., 1983. The life history of Cardiodectes medusaeus (Wilson), a copepod parasite of lantern fishes (Myctophidae). J. Crustac. Biol., 3, 70-87.

Peters H., Van As L.L., Basson L., Van As J.G., 2004. A new species of Ellobiophrya Chatton et Lwoff, 1923 (Ciliophora: Peritrichia) attached to Mantoscyphidia Jankowski, 1980 (Ciliophora: Peritrichia) species. Acta Protozool., 43, 163-172.

Petter A.J., Cassone J., France B.M., 1974. Un nouveau nématode Camallanus pathogène dans les élevages de poissons exotiques. Ann. Parasit., 49, 677-683.

Petter A.J., Maillard C., 1987. Ascarides de poissons en Méditerranée occidentale. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim., 9, 773-798.

Petter A.J., Maillard C., 1988. Larves d’Ascarides de poissons en Méditerranée occidentale. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim., 10, 347-369.

Phelps N.B., Goodwin A.E., 2008. Vertical transmission of Ovipleistophora ovariae (Microspora) within the eggs of the golden shiner. J. Aquat. Anim. Health, 20, 45-53.

Pichelin S., Cribb T.H., 2001. The status of the Diplosentidae (Acanthocephala: Palaeacanthocephala) and a new family of

acanthocephalans from Australian wrasses (Pisces: Labridae). Folia Parasitol, 48, 289-303.

Pike A.W., Wadsworth S.L., 1999. Sealice in Salmonids: their biology and control. Adv. Parasitol., 44, 233-337.

Poly W.L., 2008. Global diversity of fishlice (Crustacea, Branchiura, Argulidae) in freshwater. Hydrobiologia, 595, 209-212.

Poynton S.L., Fard M.R.S., Jenkins J., Ferguson H.W., 2004. Ultrastructure of Spironucleus salmonis n. com. (formerly Octomitus salmonis sensu Moore 1922, Davis 1926, and Hexamita salmonis sensu Ferguson 1979), with a guide to Spironucleus species. Dis. Aquat. Org., 60, 49-64.

Poynton S.L., Fraser W., Francis-Floyd R., Rutledge P., Reed P., Nerad T.A., 1995. Spironucleus vortens n. sp. from the freshwater angelfish Pterophyllum scalare: Morphology and culture. J. Eukaryot. Microbiol., 42, 731-742.

Poynton S.L., Morrison C.M., 1990. Morphology of diplomonad flagellates: Spironucleus torosa n. sp. from Atlantic cod Gadus morhua L., and haddock Melanogrammus aeglefinus (L.) and Hexamita salmonis Moore from brook trout Salvelinus fontinalis (Mitchill). J. Eukaryot. Microbiol, 37, 369-383.

Raibaut A., 1996. Les copépodes parasites. In : Traité de Zoologie, les Crustacés, tome VII, fascicule 2 (P.P. Grassé, J. Forest, eds), Masson, Paris, 639-718.

Raibaut A., Ben Hassine O.K., 1977. Les copépodes parasites des muges en Méditerranée. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 472, Zoologie, 329, 833-848.

Raibaut A., Ktari K., 1971. Lernaeolophus sultanus (Nordmann, 1893) un parasite de Pagellus erythromus (L) du golfe de Tunis. Bull. Inst. Océanogr. Pêche Salammbô, 2, 59-70.

Raibaut A., Maamouri K., 1975. Remarques sur deux espèces de Copépodes parasites de Sélaciens de Tunisie. Bull. Hist. Nat., Paris, 3e

série, n° 320, Zool., 227, 1037-1047.

Raibaut A., Trilles J.P., 1993. The sexuality of parasitic crustaceans. Adv. Parasitol., 32, 367-444.

Raikova E., 1994. Life cycle, cytology, and morphology of Polypodium hydriforme, a coelenterate parasite of the eggs of Acipenseriform fishes. J. Parasitol., 80, 1-22.

Rauch G., Kalbe M., Reusch T.B.H., 2006. One day is enough: rapid and specific host-parasite interactions in a stickleback-trematode system. Biol. Lett., 2, 382-384.

Razouls C., Raibaut A., 1996. Classe des Copépodes. (Copepoda H. Milne Edwards, 1830). In : Traité de Zoologie, les Crustacés, tome VII, fascicule 2 (P.P. Grassé, J. Forest, eds), Masson, Paris, 569-738.

Rego A.A., 1999. Scolex morphology of proteocephalid cestodes parasites of neotropical freshwater fishes. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 94, 37-52.

Reichenbach-Klinke H.H., 1970. Reichenbach Klinkes Fish Pathology, TFH Publications, Neptune, 512 p.

Reimschuessel R., Gieseker C.M., Driscoll C., Baya A., Kane A.S., Blazer V.S., Evans J.J., Kent M.L., Moran J.D.W., Poynton S.L., 2003. Myxosporean plasmodial infection associated with ulcerative lesions in young-of-the-year Atlantic menhaden in a tributary of the Chesapeake Bay, and possible links to Kudoa clupeidae. Dis. Aquat. Org., 53, 143-166.

Renaud C.B., 2011. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, no 5, Rome, FAO, 2011, 109 p.

Rim H.J., 1982a. Clonorchiasis. In : CRC Handbook Series in Zoonoses, Section C: Parasitic Zoonoses (Trematode Zoonoses), vol. III (J.H. Steele, ed.), CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 17-32 p.

Rim H.J., 1982b. Opisthorchiasis. In : CRC Handbook Series in Zoonoses, Section C: Parasitic Zoonoses (Trematode Zoonoses), vol. III (J.H. Steele, ed.), CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 109-121.

Roberts R.J., 2001. Fish Pathology, 3e ed., Saunders, London, UK, 472 p.

Rocha S.R.O., 2011. Ultrastructural and molecular description of some myxosporeans (phylum Myxozoa) infecting the aquatic fauna. Thèse Doct., Université de Porto, 140 pp.

Rodríguez-Ramilo S.T., Fernández J., Toro M.A., Bouza C., Hermida M., Fernández C., Pardo B.G., Cabaleiro S., Martínez P., 2013. Uncovering QTL for resistance and survival time to Philasterides dicentrarchi in turbot (Scophthalmus maximus). Anim. Genet., 44 (2), 149-157.

Rohde K., 1994. The minor groups of parasitic Platyhelminthes. Adv. Parasitol., 33, 145-234.

Rohde K., 2002. Subclass Aspidogastrea Faust and Tang, 1936. In : Keys to the Trematoda, vol. 1 (D.I. Gibson, A. Jones, R.A.Bray, eds), CABI Publishing, London, UK, 5-14.

Romestand B., Janicot M., Trilles J.P., 1977. Modifications tissulaires et réactions de défense chez quelques Téleostéens parasités par les Cymothoidae (Crustacés, Isopode, Hématophages). Ann. Parasitol. Hum. Comp., 52, 177-180.

Romestand B., Trilles J.P., 1977a. Influence des Cymothoadiens (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) sur certaines constantes hématologiques des poissons hôtes. Z. Parasitenkd., 52, 91-95.

Romestand B., Trilles J.P., 1977b. Dégénérescence de la langue des bogues [(Boops boops L., 1758) (Téléostéens, Sparidae)] parasitées par Meinertia oestroides (Risso, 1826) (Isopoda, Flabellifera, Cymothoidae). Z. Parasitenkd., 52, 47-53.

Rose J.D., Marrs G.S., Lewis C., Schisler G., 2000. Whirling disease behaviour and its relation to pathology of brain stem and spinal cord in

rainbow trout. J. Aquat. Anim. Health, 12, 107-118.

Rossteuscher S., Wenker C., Jermann T., Wahli T., Oldenberg E., Schmidt-Posthaus H., 2008. Severe scuticociliate (Philasterides dicentrarchi) infection in a population of sea dragons (Phycodurus eques and Phyllopteryx taeniolatus). Vet. Pathol., 45, 546-550.

Saldarriaga J.F., Max Taylor F.J.R., Cavalier-Smith T., Menden-Deuerd S., Keeling P.J., 2004. Molecular data and the evolutionary history of dinoflagellates. Eur. J. Protistol., 40, 85-111.

Sars G.O., 1895. An Account of the Crustacea of Norway, with Short Descriptions and Figures of all the Species. vol. 1. Amphipoda. A. Cammermeyers Forlag, Christiania et Copenhagen, 711 p.

Schell S.C., 1973. Rugogaster hydrolagi gen. sp. n. (Trematoda: Aspidobothrea: Rugogastridae) from the ratfish Hydrolagus collei Lay et Bennett, 1839. J. Parasitol., 59, 803-805.

Schell S.C., 1985. Handbook of Trematodes of North America North of Mexico, Univ Press Idaho, Moscow, 263p.

Schlegel M., Lom J., Stechmann A., Bernhard D., Leipe D., Dyková I., Sogin M.L.,1996. Phylogenetic analysis of complete small subunit ribosomal RNA coding region of Myxidium lieberkuehni: evidence that Myxozoa are Metazoa and related to the Bilateria. Arch. Protistenkd., 147, 1-9.

Schmachtenberg O., 2007. Epithelial sentinels or protozoan parasites? Studies on isolated rodlet cells on the 100th Anniversary of an enigma. Rev. Chil. Hist. Nat., 80, 55-62.

Schmidt G.D., 1971. Acanthocephalan infections of man with two new records. J. Parasitol., 57, 582-584.

Scholz T., Bray R.A., Kuchta R., Repova R., 2004. Larvae of gryporhynchid cestodes (Cyclophyllidea) from fish: a review. Folia Parasitol, 51, 131-152.

Scholz T., Garcia H.H., Kuchta R., Wicht B., 2009. Update on the Human Broad Tapeworm (Genus Diphyllobothrium), Including Clinical Relevance. Clin. Microbiol. Rev., 22, 146-160.

Scholz T., Hanzelova V., Skerıkova A., Shimazu T., Rolbiecki L., 2007. An annotated list of species of the Proteocephalus Weinland, 1858 aggregate sensu de Chambrier et al. (2004) (Cestoda: Proteocephalidea), parasites of fishes in the Palaearctic Region, their phylogenetic relationships and a key to their identification. Syst. Parasitol., 67, 139-156.

Scholz T., Kuchta R., Williams C., 2012. Bothriocephalus acheilognathi. In : Fish Parasites: Pathobiology and Protection (P.T.K. Woo, K. Buchmann, eds), CABI, 282-297.

Secombes C.J., Wang T., Hong S., Peddie S., Crampe M., Laing K.J., Cunningham C., Zou J., 2001. Cytokines and innate immunity in fish. Dev. Comp. Immunol., 25, 713-723.

Seo B.S., Hong S.T., Chai J.Y., Lee S.H., 1983. Studies on intestinal trematodes in Korea. VIII. A human case of Echinostoma hortense infection. Korean J. Parasitol., 21, 219-223.

Seo B.S., Lee S.H., Cho S.Y., Chai J.Y., Hong S.T., Han I.S., Shon J.S., Cho B.H., Ahn S.R., Lee S.K., Chung S.C., Kang K.S., Shim H.S., Hwang I.S., 1981. An epidemiologic study on clonorchiasis and metagonimiasis in riverside areas in Korea. Korean J. Parasitol., 19, 137-150.

Shalchian-Tabrizi K., Minge M.A., Espelund M., Orr R., Ruden T., Jakobsen K.S., Cavalier-Smith T., 2008. Multigene phylogeny of Choanozoa and the origin of animals. PLoS ONE, 3, e2098.

Shaw J.C., Korzan W.J., Carpenter R.E., Kuris A.M., Lafferty K.D., Summers C.H., Øverli Ø., 2009. Parasite manipulation of brain monoamines in California killifish (Fundulus parvipinnis) by the trematode Euhaplorchis californiensis. Proc. R. Soc. B., 276, 1137-1146.

Shirakashi S., Goater C.P.,2001. Brain-encysting parasites affect visually-mediated behaviours of fathead minnows. Ecoscience, 8, 289-293.

Shirakashi S., Goater C.P., 2005. Chronology of parasite-induced alteration of fish behaviour: effects of parasite maturation and host experience. Parasitology, 130, 177-183.

Shirakashi S., Morita A., Ishimaru K., Miyashita S., 2012. Infection dynamics of Kudoa yasunagai (Myxozoa: Multivalvulida) infecting brain of cultured yellowtail Seriola quinqueradiata in Japan. Dis. Aquat. Org., 101, 123-130.

Siddall M.E., 1995. Phylogeny of adeleid blood parasites with a partial systematic revision of the haemogregarine complex. J. Eukaryot. Microbiol., 42, 116-125.

Siddall M.E., Budinoff R.B., Borda E., 2005. Phylogenetic evaluation of systematics and biogeography of the leech family Glossiphoniidae. Invert. Syst., 19, 105-112.

Sinha A.K., Sinha C., 1988. Macrocytic hypochromic anaemia in Heteropneustes fossilis (Bl.) infected by the blood sucker nematode Procamallanus spiculogubernaculus (Agarwal). Indian J. Parasitol., 12, 93-94.

Sitjà-Bobadilla A., 2008. Living off a fish: a trade-off between parasites and the immune system. Fish Shellfish Immunol., 25, 358-372.

Sohn W.M., 2009. Fish-borne zoonotic trematode metacercariae in the Republic of Korea. Korean J. Parasitol., 47, Sup, 103-113.

Sommerville C., Iqbal N.A.M., 1991. The process of infection, migration, growth and development of Sanguinicola inermis Plehn 1905, (Digenea: Sanguinicolidae) in carp Cyprinus carpio L. J. Fish. Dis., 14, 211-219.

Song J.Y., Kitamura S., Oh M.J., Kang H.S., Lee J.H., Tanaka S.J., Jung S.J., 2009. Pathogenicity of Miamiensis avidus (syn. Philasterides dicentrarchi), Pseudocohnilembus persalinus, Pseudocohnilembus hargisi and Uronema marinum (Ciliophora, Scuticociliatida). Dis. Aquat. Org., 83, 133-43.

Stentiford G.D., Bateman K.S., 2007. Enterospora sp. - an intranuclear microsporidian infection of hermit crab (Eupagurus bernhardus). Dis. Aquat. Org., 75, 73-78.

Stentiford G.D., Bateman K.S., Feist S.W., 2007. Enterospora canceri n. gen., n.sp., an intranuclear microsporidian infecting European edible crab (Cancer pagurus). Dis. Aquat. Org., 75, 61-72.

Sterud E., 1998a. Ultrastructure of Spironucleus torosa Poynton et Morrison, 1990 (Diplomonadida: Hexamitidae), in cod Gadus morhua (L.) and saithe Pollachius virens (L.) from South-Eastern Norway. Eur. J. Protistol., 34, 69-77.

Sterud E., 1998b. Electron microscopical identification of the flagellate Spironucleus torosa (Hexamitidae) from burbot Lota lota (Gadidae) with comments upon its probable introduction to this freshwater host. J. Parasitol., 84, 947-953.

Sterud E., Mo T.A., Poppe T.T., 1997. Ultrastructure of Spironucleus barkhanus n. sp. (Diplomonadida: Hexamitidae) from grayling Thymallus thymallus (L.) (Salmonidae) and Atlantic salmon Salmo salar L. (Salmonidae). J. Eukaryot. Microbiol., 44, 399-407.

Sterud E., Mo T.A., Poppe T.T., 1998. Systemic spironucleosis in sea-farmed Atlantic salmon Salmo salar, caused by Spironucleus barkhanus transmitted from feral Arctic char Salvelinus alpinus. Dis. Aquat. Org., 33, 63-66.

Sterud E., Poynton S.L., 2002. Spironucleus vortens (Diplomonadida) in the ide, Leuciscus idus (L.): a warm water hexamitid flagellate found in Northern Europe. J. Eukaryot. Microbiol., 49, 137-145.

Sterud E., Poppe T.T., Bornø G., 2003. Intracellular infection with Spironucleus barkhanus (Diplomonadida, Hexamitidae) in farmed Arctic char Salvelinus alpinus. Dis. Aquat. Org., 56, 155-161.

Stloukal E., Matis D., 1997. [Epibiotic Ciliates of family Vorticellidae (Ciliophora, Peritrichea) at some localities of Western Slovakia].

Epibiontne nálevníky cěľade vorticellidae (Ciliophora, Peritrichea) niektorých lokalit západného slovenska. Folia faunistica Slovaca, 2, 31-40 (en slovaque).

Sun P., Ji D., Song W.B., 2005. Notes on a new marine peritrichous ciliate (Ciliophora: Peritrichida), Zoothamnium xuianum n. sp., with redescription of Z. paraentzii Song, 1991 from Northern China, Zootaxa, 1075, 41-53 (résumé).

Sun P., Clamp J.C., Xu D., Kusuoka Y., Hori M., 2011. Molecular phylogeny of the family Vorticellidae (Ciliophora, Peritrichia) using combined datasets with a special emphasis on the three morphologically similar genera Carchesium, Epicarchesium and Apocarchesium. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 61, 1001-1010.

Sweeting R.A., 1977. Studies on Ligula intestinalis: some aspects of the pathology in the second intermediate host. J. Fish. Biol., 10, 43-50.

Tada I., Otsuji Y., Kamiya H., Mimori T., Sakaguchi Y., Makizumi S., 1983. The first case of a human infected with an acanthocephalan parasite, Bolbosoma sp. J. Parasitol., 69, 205-208.

Tang F.H., Zhao Y.J., Warren A., 2013. Phylogenetic analyses of trichodinids (Ciliophora, Oligohymenophora) inferred from 18S rRNA gene sequence data. Curr. Microbiol., 66, 306-313.

Taraschewski H., 2001. Acanthocephala. In : Encyclopedic Reference of Parasitology. vol. 1, Biology, Structure, Function (H. Mehlhorn, ed.), 2e éd, Springer, Würzburg, 3-27 p.

Thompson J.C., Moewus L., 1964. Miamiensis avidus n. g., n. sp., a marine facultative parasite in the ciliate order Hymenostomatida. J. Protozool., 11, 378-381.

Todal J.A., Karlsbakk E., Isaksen T.E., Plarre H., Urawa S., Mouton A., Hoel E., Koren C.W.R., Nylund A., 2004. Ichthyobodo necator (Kinetoplastida) - a complex of sibling species. Dis. Aquat. Org., 58, 9-16.

Toledo R., Esteban J.G., Fried B., 2006. Immunology and pathology of intestinal trematodes in their definitive hosts. Adv. Parasitol., 63, 286-365.

Tops S., Baxa D.V., McDowell T.S., Hedrick R.P., Okamura B., 2004. Evaluation of malacosporidean life cycles through transmission studies. Dis. Aquat. Org., 60, 109-121.

Tops S., Hartikainen H.L., Okamura B., 2009. The effects of infection by Tetracapsuloides bryosalmonae (Myxozoa) and temperature on Fredericella sultana (Bryozoa). Int. J. Parasitol., 39, 1003-1010.

Tops S., Lockwood W., Okamura B., 2006. Temperature-driven proliferation of Tetracapsuloides bryosalmonae in bryozoan hosts portends salmonid declines. Dis. Aquat. Org., 70, 227-236.

Trilles J.P., 1972. Les Cymothoidae (Isopoda, Flabellifera) des côtes françaises (systématique, faunistique, écologie et répartition géographique). I. Les Cératothoinae Schioedte et Meinert, 1883. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris Zool., 70, 1191-1230.

Trilles J.P., 1994. Les Cymothoidae (Crustacea, Isopoda) du monde (prodrome pour une faune). Stud. Mar., 21/22, 1-288.

Tsuyuki H., Williscroft S.H., Kabata Z., Whitaker D.J., 1982. The relationship between acid and neutral protease activities and the incidence of soft cooked texture in the muscle tissue of Pacific hake (Merluccius productus) infected with Kudoa paniformis and/or K. thyrsitis, and held for varying times under different pre-freeze chilled storage conditions. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci., 1130, 39 p.

Urawa S., Arthur J.R., 1991. First record of the parasite ciliate Trichodina truttae Mueller, 1937 on chum salmon fry (Oncorhynchus keta) from Japan. Gyobio kenkyu, 26, 83-89.

Urawa S., Kusakari M., 1990. The survivability of the ectoparasitic flagellate Ichthyobodo necator on chum salmon fry (Oncorhynchus keta) in seawater and comparison to Ichthyobodo sp. on Japanese flounder (Paralichthys olivaceus). J. Parasitol., 76, 33-40.

Urawa S., Ueki N., Karlsbakk E., 1998. A review of Ichthyobodo infection in marine fishes. Fish. Pathol., 33, 311-320.

Utz L.R., Coats D.W., Small E.B., 2008. Morphological characterization and intraspecific variation of Zoothamnium intermedium Precht, 1935 (Ciliophora, Peritrichia) attached to calanoid copepods in the Chesapeake Bay, USA. J. Eukaryot. Microbiol., 55, 297-305.

Vincent E.R., 1996. Whirling disease and wild trout: the Montana experience. Fisheries, 21, 32-34.

Vossbrinck C.R., Debrunner-Vossbrinck B.A., 2005. Molecular phylogeny of the Microsporidia: ecological, ultrastructural and taxonomic considerations. Folia Parasitol., 52, 131-142.

Walker G., Dorrell R.G., Schlacht A., Dacks J.B., 2011. Eukaryotic systematics: a 2011 user's guide for cell biologists and parasitologists. Parasitology, 138, 1-26.

Wang Y.G., Chen J.J., Qin L., 2005. Mesanophrys carcini causing severe scuticociliatosis in farmed turbot Scophthalmus maximus in China. J. Fish. Sci. China, 125, 594-601.

Whipps C.M., Grossel G., Adlard R.D., Yokoyama H., Bryant M.S., Munday B.L., Kent M.L., 2004. Phylogeny of the multivalvulidae (Myxozoa: Myxosporea) based on comparative ribosomal DNA sequence analysis. J. Parasitol., 90, 618-622.

Whittington I.D., 2004. The Capsalidae (Monogenea: Monopisthocotylea): a review of diversity, classification and phylogeny with a note about species complexes. Folia Parasitol., 51, 109-122.

Williams B.A., Hirt R.P., Lucocq J.M., Embley T.M., 2002. A mitochondrial remnant in the microsporidian Trachipleistophora hominis. Nature, 418, 827-829.

Williams C.F., Lloyd D., Poynton S.L., Jorgensen A., Millet C.O.M., Cable J., 2011. Spironucleus species: economically-important fish pathogens and

enigmatic single-celled eukaryotes. J. Aquac. Res. Development, S2:002.

Wolf K., Markiw M.E., 1984. Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of the invertebrate and vertebrate hosts. Science, 225, 1449-1452.

Wongtavatchai J., Conrad P.A., Hedrick R.P., 1995. In vitro characteristics of the microsporidian: Enterocytozoon salmonis. J. Eukaryot. Microbiol., 42, 401-405.

Woo P.T.K., 1987. Cryptobia and cryptobiosis in fishes. Adv. Parasitol., 26, 199-237.

Woo P.T.K., 2006. Diplomonadida (Phylum Parabasalia) and Kinetoplastida (Phylum Euglenozoa). In : Fish Diseases and Disorders, vol. 1: Protozoan and Metazoan Infections, 2nd ed. (P.T.K. Woo, ed.), CABI International, Wallingford, UK, 46-115.

Woodhead A.E., 1950. Life history cycle of the giant kidney worm, Dioctophyma renale (Nematoda), of man and many other mammals. Trans. Am. Microsc. Soc., 21-46.

Xu F., Jerlström-Hultqvist J.J., Einarsson, E., Ástvaldsson Á., Svärd S.G. Andersson J.O., 2014. The Genome of Spironucleus salmonicida highlights a fish pathogen adapted to fluctuating environments. PLoS Genet., 6, e1004053.

Yamaguti S., 1959. Systema Helminthum. vol. 2. The Cestodes of Vertebrates. New York, Interscience Publ Inc, 860 p.

Yamaguti S., 1971. Synopsis of Digenic Trematodes of Vertebrates. vol. 1, Keigaku Publ Comp, Tokyo, Japon, 1074 p.

Yamaguti S., 1975. A Synoptical Review of Life Histories of Digenic Trematodes of Vertebrates with Special Reference to the Morphology of Larval Forms. Keigaku Publ Comp, Tokyo, Japon, 140 p.

Yamashita J., 1938. Clinostomum complanatum, a trematode parasite new to man. Annot. Zool. Jpn, 17, 563-566.

Yokohama H., Freeman M.A., Itoh N., Fukuda Y., 2005. Spinal curvature of cultured Japanese mackerel Scomber japonicus associated with a brain myxosporean, Myxobolus acanthogobii. Dis. Aquat. Org., 66, 1-7.

Yoon H.S., Grant J., Tekle Y.I., Wu M., Chaon B.C., Cole J.C., Logsdon Jr J.M., Patterson D.J., Bhattacharya D., Katz L.A., 2008. Broadly sampled multigene trees of eukaryotes. BMC Evol. Biol., 8, 14.

You P., Yuan B., Yang J., Easy R., Dong Z., Cone D., 2006. Pathogenic infections of Gyrodactylus brachymystacis (Monogenea) on Oncorhynchus mykiss (Walbaum) at a fish farm in the Qinling Mountain region of China. J. Fish Dis., 29, 313-316.

Young N.D., Crosbie P.B.B., Adams M.B., Nowak B.F., Morrison R.N., 2007. Neoparamoeba perurans n. sp., an agent of amoebic gill disease of Atlantic salmon (Salmo salar). Int. J. Parasitol., 37, 1469-1481.

Young N.D., Dyková I., Snekvik K., Nowak B.F., Morrison R.N., 2008. Neoparamoeba perurans is a cosmopolitan aetiological agent of amoebic gill disease. Dis. Aquat. Org., 78, 217-223.

Zhan Z., Xu K., Warren A., Gong Y., 2009. Reconsideration of phylogenetic relationships of the subclass Peritrichia (Ciliophora, Oligohymenophorea) based on small subunit ribosomal RNA gene sequences, with the establishment of a new subclass Mobilia Kahl, 1933. J. Eukaryot. Microbiol., 56, 552-558.

Annexe 1

Zoonoses parasitaires : principaux helminthes représentant un risque d’infection humaine par suite de la consommation de poissons parasités

	Parasit e		**Hôtes définitifs sources d’helminthes (microhabitat)**	**Premier hôte intermédiaire**	**Deu inte**
Digenea	**Clinostomidae Lühe 1901**				
		Clinostomum marginatum, C. complanatum	Oiseaux ichthyophages, parfois homme (Pharynx)	Gastéropodes pulmonés dulçaquicoles	Cyp Esoc Perc Saln Silu
	Echinostomatidae Looss 1899				
		Echinostoma hortense	Chiens, chats, rats, souris, parfois homme (tractus digestif)	Gastéropodes prosobranches dulçaquicoles	Cob Cyp Odo Perc
		Echinochasmus japonicus	Poulets, canards, parfois homme (tractus digestif)		Cyp Osm
		E. perfoliatus	Chiens, renards, rats, sangliers, parfois homme (tractus digestif)		Cyp *Carc Zacc Pseu*
		E. liliputanus	Chiens, renards, chats, blaireaux, ratons laveurs, parfois homme		Cyp *Pseu*

			(tractus digestif)		
		E. fujianensis	Chiens, chats, rats, porcs, parfois homme (tractus digestif)		Cyp *Pseu Cypi*
	Heterophyidae Odhner 1914				
		Heterophyes heterophyes syn. *H. nocens*	Chiens, renards, chats, loups, pélicans, etc. homme (tractus digestif)		*Mug Oreo nilot Aphe fasci Acai*

Glossaire

Abondance (parasitaire) : nombre de parasites d'une espèce donnée par hôte infecté ou non infecté. Peut donc être nulle à la différence de l'intensité.

Abondance moyenne : rapport du nombre total de parasites d'une espèce donnée au nombre total d'individus hôtes contrôlés.

Aboral : situé à l'opposé ou éloigné de l'ouverture buccale.

Acanthella : 2e stade larvaire des acanthocéphales, assurant la traversée du tube digestif et l'accès à la cavité générale de l'hôte invertébré, où il se transforme en cystacanthe.

Acanthor : la première des 3 formes larvaires successives d'acanthocéphale se développant chez l'hôte intermédiaire invertébré. L'acanthor est préformé et expulsé dans son embryophore, avec les fèces.

Acanthose : épaississement de la peau dû à une multiplication exagérée des cellules du corps muqueux de Malpighi (qui comprend les couches de cellules épithéliales situées entre la membrane basale et la couche superficielle kératinisée).

Acetabulum : ventouse ventrale des trématodes.

Acœlomate : organisme dénué de cœlome (voir cœlomates).

ADN : acide désoxyribonucléique.

Adoral : situé à proximité immédiate de l'ouverture buccale.

Aérocystite : chez les poissons, inflammation de la vessie gazeuse, ou vessie natatoire.

Agent pathogène : tout élément dont la présence, l'excès ou l'insuffisance peuvent engendrer l'apparition de signes traduisant le dérèglement du

fonctionnement normal d’un organisme, donc souvent une maladie. Les agents sont d’ordres mécanique, physique, chimique, biologique (organisme pathogène), comportemental ou social.

Agnathe : dépourvu de mâchoires.

Ailes caudales : extensions cuticulaires latérales entourant la région postérieure des mâles de certains nématodes.

Amphides : paire d’organes sensoriels glandulaires des nématodes, situés latéralement en région céphalique et s’ouvrant à travers la cuticule.

Anadémie : maladie de l’homme infectieuse ou non, d’allure épidémique, endémique ou sporadique, dont les cas ont une seule et même origine (toxi-infection d’origine alimentaire, légionellose, ciguatera, etc.).

Anadrome : désigne un poisson qui vit en mer et remonte les cours d’eau pour se reproduire en eau douce.

Anaérobie : désigne un organisme qui ne peut vivre qu’en l’absence d’oxygène, ce dernier étant toxique pour lui. Les agents du botulisme et du tétanos sont des bactéries anaérobies.

Anastomose : connexion entre deux structures.

Anémie : appauvrissement sanguin pouvant résulter de pertes par hémorragies, d’une diminution du nombre des érythrocytes ou d’une déficience en hémoglobine.

Anisogamie : production de gamètes différant en taille et structure selon le sexe.

Anorexie : perte totale d’appétit se traduisant par l’interruption de l’alimentation.

Anoxique : relatif à l’absence ou à la diminution importante de la quantité d’oxygène biodisponible dans un environnement donné. Un milieu écologique, un micro-environnement tissulaire peuvent être anoxiques et interdire toute vie aérobie.

Antennes : deuxième paire d’appendices céphaliques ; code : A2.

Antennules : paire d’appendices céphaliques la plus antérieure chez les crustacés; code : A1.

Anthropique : élément résultant d’une activité humaine.

Antigénique : propriété d’un antigène, élément ou substance ayant la faculté d’être spécifiquement reconnu comme étranger par les effecteurs immunitaires (cellules ou anticorps) d’un organisme. On le dit doté de pouvoir antigénique (antigénicité par anglicisme).

Antiprotéase : toute substance capable d’inhiber l’activité d’une protéase.

Appendice : chez les arthropodes, chaque métamère est fondamentalement doté d’une paire d’appendices articulés dont la morphologie varie selon la fonction à laquelle ils sont préposés et dont la structure originale comporte deux branches (ou rames) insérées sur une pièce basale, le protopodite. La branche interne est l’endopodite, la branche externe l’exopodite. Dans de nombreux cas l’appendice biramé est secondairement réduit en appendice uniramé. Voir figure 198 pour la nomenclature des appendices.

Ascite : accumulation de liquide séreux dans la cavité péritonéale. Synonyme hydropisie péritonéale.

Atrium : en anatomie, cavité dans un organe, dotée d’une paroi fine.

Autogamie : typique de la sporogonie des myxozoaires, l’autogamie est un processus d’union entre deux cellules : l’une, la cellule génératrice, entoure la seconde, la cellule sporogonique, dont les divisions ultérieures seront source de la spore multicellulaire propre aux myxozoaires

Axonème : axe des cils et filaments. Formation cylindrique constituée de 9 paires de microtubules périphériques et d’une paire centrale. Est ancré à un cinétosome.

Bassin versant : entité géographique qui recueille l’eau qui tombe et coule dans un cours d’eau depuis sa source officielle jusqu’à son estuaire. En

pratique, le bassin versant comprend un cours d’eau principal et l’ensemble des bassins plus petits de ses affluents et leurs ramifications (secteurs de bassins), qui collectent l’eau de leurs sources respectives, l’eau qui tombe et ruisselle, les eaux souterraines résurgentes, ainsi que celles contenant des rejets divers d’origine humaine. C’est donc un point de rencontre entre phénomènes naturels et anthropiques.

Biocénose : voir écosystème.

Biotique : terme relatif à la partie d’un écosystème composée des organismes vivants qui constituent la biocénose. On parle ainsi d’environnement biotique, de constituants biotiques, de facteurs biotiques.

Biotope : voir écosystème.

Bothrie : chez certains cestodes, organe de fixation à l’hôte, apparaissant comme une simple fente.

Bothridie : chez les cestodes, la bothridie est souvent confondue avec la bothrie, mais elle peut avoir une morphologie plus complexe ; ce sont surtout des arguments histologiques qui sont invoqués par certains auteurs pour justifier leur distinction.

Brachygnathie : anomalie congénitale aboutissant au raccourcissement d’une des mâchoires et se traduisant par un prognathisme supérieur ou inférieur.

Branchite : atteinte inflammatoire des branchies.

Bulbe œsophagien: chez les nématodes, partie postérieure de l’œsophage musculaire, enflée et contenant un appareil glandulaire.

Cæcum : nom donné à tout diverticule prenant naissance à partir d’un organe cavitaire (l’intestin notamment) et terminé en cul-de-sac.

Capsule buccale : chez les nématodes, cavité buccale avec paroi épaisse et scléreuse.

Cardiomégalie : augmentation de volume du cœur.

Caryomastigonte : ensemble constitué d'un noyau entouré de microtubules et associé à deux paires de flagelles chez les métamonadines.

Cavité buccale : partie du canal digestif située entre l'ouverture orale et l'œsophage. Chez les ciliés, poche ou dépression de la surface cellulaire qui contient l'appareil ciliaire oral et conduit au cytostome (voir aussi péristome).

Centriole : organite cellulaire en forme de barillet d'environ 300 nm de long pour 150 de diamètre, formé de 9 triplets de microtubules fusionnés sur toute leur longueur et unis par des protéines d'assemblage. Il y a 2 centrioles par cellule, disposés perpendiculairement l'un par rapport à l'autre, au voisinage du noyau. Toutefois chez les protistes ciliés et flagellés (Kinetoplastea), il y a un centriole appelé cinétosome à la base de chaque cil et flagelle (voir cinétosome).

Céphalon : tagme antérieur correspondant à la tête (chez les arthropodes).

Céphalothorax : tagme résultant, dans les divers groupes de crustacés, de la fusion du céphalon avec un nombre variable de métamères thoraciques dont les appendices se modifient pour assurer une fonction alimentaire.

Cercaire : chez les trématodes, stade larvaire nageur du cycle évolutif émis par un mollusque hôte intermédiaire.

Chalimus : chez les copépodes siphonostomatoïdes, larve dont les 4 stades équivalent aux stades copépodites 2 à 5 et vivent fixés à leur hôte par un filament frontal procédant des Mx2.

Chimiokine (cytokine chimioattractante) : petite protéine soluble ayant pour principale propriété d'attirer, par chimiotactisme, les cellules du système immunitaire.

Chimioorganotrophe (ou chimiohétérotrophe) *:* organisme couvrant ses besoins métaboliques en utilisant comme sources de carbone et d'énergie la dégradation enzymatique de substrats organiques.

Chloroplaste : organites impliqués dans la photosynthèse chez certaines cellules eucaryotes, les chloroplastes ont une structure qui, comme celles des mitochondries, révèle une origine microbienne endosymbiotique. Ils assurent la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique.

Chondrolyse : destruction du cartilage.

Chromatophore : cellule portant les granules de pigments responsables de la coloration des poissons. Ceux qui contiennent la mélanine et sont responsables de l'assombrissement plus ou moins marqué des poissons sont les mélanophores, plus couramment appelés mélanocytes chez les homéothermes.

Cinétide : appareil locomoteur des protistes ciliés et flagellés constitué par l'ensemble formé par le cinétosome et l'axonème du cil ou du flagelle recouvert par la membrane plasmique.

Cinétie : rangée de cinétosomes (corpuscules basaux ou blépharoplastes) reliés par le cinétodesme. L'ensemble des cinéties forme l'infraciliature.

Cinétodesme (fibrille cinétodesmique) : fibre composée reliant entre eux les cinétosomes d'une même cinétie et d'une même rangée de cils.

Cinétoplaste : masse d'ADN en écheveau de l'unique mitochondrie caractérisant le taxon des Kinetoplastea, qui apparaît facilement après coloration.

Cinétosome : racine de l'axonème des cils et flagelles des protistes, il est présent dans le cortex de la cellule, sous la pellicule. Formé de 9 triplets de microtubules disposés en anneau, il peut être relié aux cinétosomes de la même file par un cinétodesme (voir ce terme). Synonymes : corpuscule basal ou blépharoplaste. L'organisation du cinétosome est identique à celle du centriole.

Cirre : chez les protistes, groupe de cils fusionnés en une touffe et fonctionnant comme une seule entité dont les cinétosomes sont liés par des filaments ; chez les plathelminthes, ce terme désigne le pénis ; chez les

lamproies, les cirres labiaux sont les appendices courts et nombreux garnissant le pourtour de la ventouse.

Clade : groupe d'organismes ayant le même ancêtre commun. Synonyme : groupe monophylétique.

Clitellum : bourrelet glandulaire épidermique situé au tiers antérieur du corps des annélides achètes et oligochètes, qui sécrète le cocon muqueux dans lequel sont déposés les œufs.

CMH : complexe majeur d'histocompatibilité (MHC en anglais). Système de reconnaissance du soi déterminant la compatibilité tissulaire et conditionnant la réponse immunitaire chez les vertébrés.

Cœlomate : organisme possédant une cavité générale, ou cœlome, limitée par le mésoderme.

Cœlozoïque : se dit d'un organisme (parasite) vivant dans des cavités anatomiques (intestin, vésicule biliaire, vessie gazeuse, cavité abdominale). À l'inverse, un parasite présentant un tropisme pour un tissu donné est dit histozoïque.

Coévolution : évolution parallèle de deux ou plusieurs espèces vivant en étroite association.

Commensal : organisme se nourrissant des nutriments que lui apporte un hôte près duquel ou sur lequel il vit, mais sans léser ce dernier.

Compétence vectorielle : aptitude d'un hôte invertébré à ingérer un agent pathogène, à en assurer la multiplication et/ou le développement et à le transmettre à un hôte vertébré. Elle diffère de la capacité vectorielle, qui fait également intervenir des considérations écologiques pour évaluer le niveau d'efficacité du vecteur dans la transmission de l'agent pathogène.

Complément : système complexe de protéines sériques agissant en cascade dont l'activation intervient dans les mécanismes innés et adaptatifs d'élimination de nombreux organismes pathogènes.

Complexe apical : chez les apicomplexes, structure très élaborée nécessaire à l'infection des cellules de l'hôte, visible au microscope électronique dans la région apicale de certains stades parasitaires (voir figure 65). Elle comprend un ensemble d'organelles structurales (anneau polaire, conoïde et anneaux conoïdaux, tous constitués de microtubules) et sécrétoires (micronèmes et rhoptries), ces dernières pouvant être exsudées ou dévaginées et fusionnées avec la membrane de la cellule-hôte.

Congestion : accumulation de sang dans un organe ou un territoire tissulaire qui prend alors une teinte rouge plus ou moins uniforme.

Conjonctif (tissu) : tissu formé de cellules fonctionnelles dissociées, baignant dans une matrice (substance fondamentale) et associées à des protéines fibreuses sécrétées par des cellules spécialisées (fibroblastes). Exemples : tissus sanguin, osseux, cartilagineux, adipeux.

Conoïde : voir complexe apical.

Copépodite : stade larvaire succédant au nauplius et précédant l'adulte chez les copépodes, il comprend jusqu'à 6 stades de développement caractérisés par l'allongement du corps, sa différenciation en deux régions, l'affirmation de la métamérie et l'apparition d'appendices.

Cuticule : couche externe résistante et plus ou moins épaisse revêtant le corps des helminthes, des crustacés et aussi de certains protistes.

Cystacanthe : le cystacanthe est la forme infestante pour l'hôte définitif des acanthocéphales, ingérée directement ou après passage par un hôte paraténique (poisson) chez lequel il s'enkyste.

Cytokines : molécules de signalisation cellulaire agissant à distance et impliquées notamment dans la régulation des fonctions immunitaires.

Cytomégalie : augmentation du volume d'une cellule. Se décèle en histologie.

Cytophagie : destruction des cellules par phagocytose.

Cytopharynx : voir cytostome.

Cytoprocte : anus cellulaire constituant une ouverture de position fixe dans le cortex des protistes ciliés, par laquelle les aliments non digérés sont évacués.

Cytostome (littéralement « bouche cellulaire ») : chez les protistes, ouverture formée par invagination de la membrane et par laquelle la nourriture est ingérée. Souvent suivi d'un cytopharynx en entonnoir au fond duquel se forment les vacuoles digestives, il peut être précédé, chez certains ciliés, d'un infundibulum tubulaire ou d'un large péristome évoquant une lèvre circulaire.

Déirides : papilles sensorielles des nématodes, situées latéralement dans la région antérieure et saillant sur la surface de la cuticule dont elles dérivent.

Densité (parasitaire) : nombre de parasites d'une espèce donnée présents dans une unité d'échantillonnage infectée (hôte, surface, volume, poids). N'est jamais nulle.

Dermatose : toute affection de la peau à l'exception des néoplasmes.

Desmose : Ce terme désigne chez les ciliés toute formation fibrillaire, constituée de microtubules, qui participe aux structures d'interconnexion entre les centres de motricité cellulaire, et notamment au némadesme reliant les cinétosomes.

Dicaryon : nom donné aux noyaux lorsqu'ils sont transitoirement présents en double dans une cellule (appelée dicaryote).

Dicinétide : cinétide composée de 2 cinétosomes associés à un cil et son infrastructure.

Dinospore : spore des dinoglagellés parasites, unicellulaire, haploïde et flagellée, ressemblant aux formes libres de ce groupe d'organismes.

Diplocaryon : association de deux noyaux étroitement accolés dans une même cellule et fonctionnant de manière synchrone, que l'on observe au

cours du développement de certaines microsporidies.

Didelphe : organisme doté de deux utérus (un organisme à utérus simple est dit monodelphe).

Diploïde : organisme ou cellule qui possède une paire de chaque chromosome.

Dixène : voir hétéroxène

Écologie : science qui étudie les êtres vivants dans leur milieu et les interactions qu'ils établissent entre eux et avec leur environnement.

Écopathologie : étude de la pathologie dans ses rapports avec le milieu. Par exemple, la bucéphalose étudiée en fonction des caractéristiques du milieu : latitude, altitude, température, minéralisation de l'eau, conductivité, peuplements.

Écosystème : entité constituée par le biotope et la biocénose. Le biotope est l'ensemble des paramètres physico-chimiques propres au milieu et la biocénose, la communauté de l'ensemble des organismes inféodés au biotope considéré.

Ectoparasite : parasite vivant à la surface du corps de son hôte.

Encéphalite, méningo-encéphalite : inflammation aiguë ou chronique de l'encéphale et des méninges.

Ectotherme : voir hétérotherme.

Embryophore : œuf embryonné protégé par une membrane issue de l'œuf qui, chez certains vers parasites, est libéré dans le milieu extérieur.

Endocytose : désigne tout mécanisme d'internalisation active de molécules ou de particules figurées dans la cellule. L'endocytose englobe la phagocytose et la pinocytose.

Endogénie **:** chez les myxosporidies ce terme désigne une forme de multiplication parasitaire propre aux étapes mérogoniques (pré-

sporogoniques) de l’infection, dans laquelle la division nucléaire n’est pas suivie de scission cellulaire et aboutit à la formation d’une cellule fille incluse dans la cellule mère.

Endoparasite : parasite localisé à l’intérieur de son hôte, soit dans les cellules, les tissus, le système sanguin, les cavités internes ou le tube digestif.

Endothélium : épithélium d’origine mésodermique qui tapisse des cavités ou les réseaux internes (exemples : endothélium artériel ou vasculaire).

Endotherme : voir homéotherme.

Entérite : inflammation de l’intestin.

Entérocyte : cellule de base de l’épithélium intestinal, elle est cylindrique, dotée au pôle apical de villosités intestinales formant un plateau strié et spécialisée dans l’absorption, notamment celle des lipides.

Enzootie, enzootique : se dit d’une maladie animale sévissant de façon régulière dans une exploitation, une région, un pays et dont l’incidence connaît peu de variations. Correspondance en pathologie humaine : endémie.

Épibionte : qualifie un organisme vivant à la surface d’un substrat, indépendamment de toute relation trophique (par opposition à endobionte).

Épidémiologie : étude des maladies et des facteurs de santé dans une population ou un peuplement.

Épisymbionte, endosymbionte : cas particulier d’un organisme colonisant la surface ou l’intérieur d’un être vivant avec lequel s’établit une relation symbiotique.

Épithéliocyte : cellule de base de l’épithélium, dont l’association en couches simples ou multiples forme le revêtement superficiel de la peau, des muqueuses et de diverses formations anatomiques.

Épithélium : tissu formé de cellules jointives et glandulaires, d'origine ectodermique, qui assure une fonction de revêtement et de protection des surfaces anatomiques (exemples : la peau, l'épithélium intestinal).

Épizootie, épizootique : se dit d'une maladie atteignant un grand nombre d'animaux à la fois dans une exploitation, une région, un pays ou dont le nombre de foyers est en rapide augmentation sur une période de temps donnée. Donc son incidence connaît de brutales variations. Chez l'homme, la correspondance est l'épidémie.

Érythrocyte : cellule sanguine équivalente de l'hématie des mammifères (mais nucléée) et assurant le transport de l'oxygène dans les vaisseaux sanguins.

Érythropoïétine : EPO, hormone hématopoïétique. Hormone produite par le rein qui stimule la formation et la croissance des érythrocytes et des hématies chez les vertébrés.

Étiologie : étude des causes d'un phénomène pathologique.

Eucaryote : type d'organisation cellulaire comportant un noyau séparé du cytoplasme par une membrane nucléaire. Les eucaryotes sont mono ou pluricellulaires et appartiennent au règne animal et végétal ; par exemple, une amibe, une vache, une algue, une renoncule.

Euryxène : voir spécificité d'hôte.

Exophtalmie : saillie du globe oculaire hors de l'orbite. Peut être unilatérale ou bilatérale.

Exopodite : voir appendice.

Extrusome : les extrusomes sont des structures liées à la membrane des cellules eucaryotes qui, dans certaines conditions, peuvent décharger leur contenu à l'extérieur de la cellule. Voir haptocyste, nématocyste, toxicyste, trichocyste.

Fibrose : transformation fibreuse de certaines formations pathologiques lors de la cicatrisation.

Filament polaire : chez les myxosporidies, filament dévaginableenroulé dans la capsule polaire de la spore, qui fonctionne comme un dispositif d'ancrage et permet l'injection du sporoplasme dans la cellule-hôte. C'est l'équivalent du filament urticant du nématocyste des cnidaires.

Foramen : chez les myxosporidies, orifice par lequel débouche le filament polaire.

Furcocercaire : forme de cercaire présentant des appendices caudaux en fourche.

Gamétocyste : chez les végétaux, les champignons, les microsporidies et d'autres protistes, se dit de structures renfermant des gamètes : oocystes femelles ou spermatocystes mâles.

Gamétogonie (ou gamogonie) : phase du cycle parasitaire pendant laquelle a lieu la formation des gamètes.

Gamonte : chez certains protistes, stade cellulaire issu de la schizogonie, à partir duquel débute la formation des gamètes.

Ganglion cérébroïde : élément du système nerveux de certains invertébrés, formé par la fusion de plusieurs paires de ganglions et faisant office de cerveau.

Glandes cémentaires (ou glandes copulatrices): glandes annexes de l'appareil génital mâle des acanthocéphales produisant une sécrétion mucoïde (cément) qui obture temporairement la vulve de la femelle après la copulation.

Glandes œsophagiennes : chez les nématodes, trois glandes généralement situées dans les parois de l'œsophage, mais pouvant parfois se projeter à l'extérieur de lui comme un appendice.

Glomérulonéphrite : atteinte élective de l'unité de filtration du rein et, en particulier du glomérule, elle est le plus souvent inflammatoire.

Glycocalyx : formation de nature glucidique élaborée à la surface d'une membrane cellulaire, il contribue à rigidifier cette dernière et joue un rôle dans l'adhérence aux surfaces.

Golgi (appareil de) : organite cellulaire complexe en rapport avec la membrane plasmique et le réticulum endoplasmique, il présente des empilements de saccules membranaires (dictyosomes), associés à un réseau de canalicules et joue notamment un rôle dans le trafic vésiculaire et l'exocytose.

Gonopore : nom donné à l'orifice génital chez un grand nombre d'invertébrés.

Gonotyle : chez les digènes, ventouse musculaire ou autre formation de la zone périgénitale qui entoure ou est associée à l'atrium génital et joue le rôle d'organe copulateur.

Granulocyte (polynucléaire) : cellule leucocytaire caractérisée par un noyau polylobé, dont il existe plusieurs types, distingués par leurs propriétés tinctoriales.

Granulome : lésion nodulaire d'aspect tumoral, mais de nature inflammatoire, caractérisée par la formation de néo-vaisseaux, la mobilisation des fibroblastes qui se transforment en histiocytes et l'infiltration par des leucocytes. Sa constitution est l'aboutissement des réactions exsudatives et cellulaires d'un processus inflammatoire chronique.

Haplocinétie : chez les ciliés péritriches, double rangée de cinétosomes qui entoure le péristome et dont l'une ne porte aucune structure ciliaire alors que l'autre supporte la membrane parorale.

Haploïde : organisme dont le matériel génétique ne comporte qu'un exemplaire de chacun des chromosomes.

Haptocyste : chez certains ciliés, type d’extrusome apparaissant comme un microtoxicyste (voir toxicyste).

Hématopoïèse : formation des cellules du sang dans les tissus spécialisés (principalement, rein antérieur et rate chez les poissons).

Hématophage : se dit d’un animal qui se nourrit de sang.

Hémolymphe : liquide interstitiel et circulatoire équivalant au sang chez certains invertébrés, et notamment les arthropodes.

Hémoparasite : parasite du sang.

Hémorragie : épanchement du sang hors des vaisseaux.

Hépatomégalie : augmentation de volume du foie.

Hétérocaryon : cellule dans laquelle coexistent plusieurs noyaux génétiquement différents et pouvant se multiplier.

Hétérotherme : terme appliqué aux organismes dépourvus de capacités thermorégulatrices, dont la température corporelle variable reflète les fluctuations thermiques du milieu extérieur. C’est le cas des invertébrés, des reptiles et des poissons, également dits ectothermes (toute source de réchauffement corporel ne pouvant être qu’extérieure) ou poïkilothermes (syn. poecilothermes, à rapprocher de la notion populaire d’animaux à sang froid). Ils sont opposés aux homéothermes (voir ce terme).

Hétérotrophes : voir chimioorganotrophes.

Hétéroxène : parasite ayant un cycle évolutif indirect au cours duquel les formes larvaires passent par des hôtes intermédiaires différents de celui qui héberge la forme adulte. Opposé au cycle direct, ou homoxène. Selon le nombre total des espèces hôtes impliquées dans son cycle, un parasite hétéroxène sera dixène (un seul hôte intermédiaire) ou polyxène (2 hôte intermédiaires ou davantage).

Histolyse : destruction tissulaire qui, généralement opérée par des phagocytes, intervient à l’état normal dans l’élimination des tissus altérés

ou les phases de morphogénèse, mais peut aussi résulter de l’action enzymatique d’organismes pathogènes.

Histophagie : régime d’un parasite qui se nourrit de tissus vivants, en particulier chez les parasites du tube digestif qui aspirent des fragments de muqueuse et créent ainsi de petites ulcérations.

Histozoïque : voir cœlozoïque.

Holarctique : en biogéographie, ce terme recouvre toutes les régions situées au nord du tropique du Cancer, regroupant les zones paléarctique et néarctique.

Holoxène : voir homoxène.

Homéotherme : s’applique à des animaux capables de réguler leur température et de la maintenir dans des limites étroites. On les qualifie aussi d’endothermes, en référence à l’origine endogène de leur chaleur corporelle. Les animaux qui n’ont pas cette faculté et dont la température est plus fluctuante sont dits hétérothermes (voir ce terme).

Homoxène (ou monoxène): qualifie un organisme parasite qui effectue son cycle biologique sur un même hôte, sans considérations de spécificité. Si ce parasite est en outre étroitement spécifique et ne colonise qu’une espèce, il sera dit holoxène. Cas contraires : voir hétéroxène.

Hôte : organisme qui héberge un organisme étranger, pathogène ou non. Dans son hôte, l’organisme peut subsister, se reproduire, se multiplier et se disséminer à partir de lui. L’hôte peut se montrer sensible ou réceptif à la présence du pathogène.

Hôte alternatif : voir hôte paraténique.

Hôte définitif : organisme hébergeant le parasite adulte et chez lequel se déroule la reproduction sexuée. Syn. hôte final.

Hôte final : voir hôte définitif.

Hôte intermédiaire : hôte hébergeant une forme larvaire et représentant une étape obligatoire dans le cycle de développement hétéroxène d'un parasite.

Hôte paraténique : hôte non obligatoire dans le cycle biologique d'un parasite et dans lequel, en général, aucun développement ne se produit, mais qui peut servir au transport et à la survie des larves.

Hydropisie : accumulation de liquide séreux dans les cavités naturelles et/ou les tissus conjonctifs.

Hyperplasie : terme histologique désignant l'augmentation du volume d'un organe ou d'un tissu résultant de l'augmentation du nombre des cellules qui le constituent.

Hypertrophie : terme histologique désignant l'augmentation du volume d'un organe ou d'un tissu résultant de l'augmentation du volume des cellules qui le constituent.

Hypoderme : couche conjonctive lâche et vascularisée de la peau située en profondeur, au contact immédiat du derme.

Hypoxie : souffrance résultant d'un déséquilibre entre les besoins tissulaires d'un organisme en oxygène et les apports dont il dispose.

Imaginal : relatif à l'imago, c'est-à-dire à la forme adulte chez les invertébrés subissant des métamorphoses au cours de leur cycle biologique ; dans cet ouvrage, les helminthes et les crustacés.

Immunogène : élément ou substance ayant la propriété d'induire une réaction immunitaire de la part d'un organisme. Une substance peut se comporter à la fois comme immunogène et comme antigène ou seulement comme antigène. Souvent, le terme antigène est improprement employé en confondant les deux propriétés, par exemple, antigène vaccinant.

Incidence : nombre de cas de maladie nouvellement apparus pendant une période de temps donnée (année, mois) dans un espace donné (exploitation, commune, région, pays, etc.).

Incubation : délai séparant la rencontre entre l'agent pathogène et l'organisme sensible (ici le poisson) de l'apparition des signes de la maladie.

Infection : contamination et atteinte d'un organisme vivant sensible ou réceptif par un microorganisme capable de se multiplier dans son hôte. Les agents infectieux se recrutent parmi les virus, bactéries, champignons et protistes, voire certains métazoaires parasites.

Infection clinique : infection dans laquelle des signes sont observables, donc synonyme de maladie.

Infection inapparente : infection cliniquement, voire biologiquement muette.

Infestation : contamination et atteinte d'un organisme vivant sensible ou réceptif par un parasite pluricellulaire se multipliant ou proliférant dans ou sur son hôte. Distincte de l'infection, toujours causée par un organisme infectieux, la notion d'infestation varie selon les auteurs : associée par certains aux parasites non microbiens, elle tend, pour d'autres, à ne concerner que les atteintes causées par les vers et les arthropodes, voire par les seuls arthropodes.

Inflammation : ensemble des modifications vasculaires, tissulaires, cellulaires et humorales produites chez les métazoaires par toute atteinte à leur intégrité tissulaire. Ce processus réactionnel est consécutif à toute agression causée par un organisme pathogène (virus, bactérie, fungus, parasite), un agent physique (rayonnement) ou chimique (toxique), un antigène cellulaire étranger (greffe) ou devenu étranger (affection auto-immunitaire).

Infundibulum : voir cytostome.

Intensité (parasitaire) : nombre d'individus parasites d'une espèce donnée présents dans un individu infecté. C'est une forme de densité dans laquelle l'unité d'échantillonnage est l'individu. Peut s'appliquer à tous les organismes pathogènes.

Intensité moyenne : rapport du nombre d'individus parasites d'une espèce donnée présents dans un individu infecté, au nombre total d'hôtes contrôlés.

Interstitium rénal : tissu de soutien des unités excrétrices (néphrons), il est aussi chez les poissons, dans sa partie antérieure, le principal site de production des cellules et des fonctions de défense.

Ischémie : état d'hypoxie tissulaire survenant dans un territoire vasculaire dont l'irrigation est accidentellement interrompue.

Kyste : A - au sens anatomopathologique, néoformation à contenu fluide dont la cavité, quelle qu'en soit l'origine, est bordée par un revêtement propre (épithé1ial ou endothélial) ; par extension, capsule de tissu conjonctif formée autour d'un élément étranger, par exemple un parasite, et qui tend à l'isoler jusqu'à ce qu'il disparaisse.
B - au sens zoologique et parasitologique : formes de résistance représentées par : 1/ la capsule acellulaire sécrétée par un parasite métazoaire et dont il s'entoure dans l'organisme qui l'héberge ; 2/ les formes de résistance élaborées par des protistes (kystes des flagellés), qui, chez certains, sont associées aux stades de la reproduction abritant des divisions cellulaires (oocystes, sporocystes des apicomplexes ; kystes du tomonte des ciliés).

Labium : chez les arthropodes, pièce buccale correspondant à la lèvre inférieure.

Labre : chez les arthropodes, pièce buccale correspondant à la lèvre supérieure.

Laurer (Canal de) : chez les trématodes, canal unissant l'oviducte à la surface du corps, dénué de fonction excrétrice mais permettant l'évacuation des déchets de la fécondation (excès de la glande de Mehlis et des vitellogènes).

Lemnisques : chez les acanthocéphales, sacs hydrauliques constitués par des prolongements de la couche tégumentaire partant de la jonction du rostre et du tronc.

Lèvres : lobes entourant la bouche.

Leucocyte : les leucocytes sont les cellules sanguines de la lignée blanche (par opposition aux érythrocytes et « globules rouges »). Il en existe plusieurs lignées dédiées aux fonctions de défense dont les principales sont les lymphocytes, formés à partir de lymphoblastes et spécialisés dans la reconnaissance des antigènes, le dialogue et la coopération cellulaires, la sécrétion d'anticorps et diverses fonctions cytotoxiques, et les cellules phagocytaires, ou phagocytes (monocytes, polynucléaires, macrophages), impliqués dans la phagocytose et certains aspects de la réaction inflammatoire).

Lordose : déformations de la colonne vertébrale dans le plan médian.

Lymphocyte, lymphoblaste : voir leucocyte.

Lysosome : organite cellulaire au contenu enzymatique varié, impliqué dans les phénomènes de digestion à l'échelle cellulaire.

Lysozyme : hydrolase acide élaborée par les leucocytes et libérée dans de nombreuses sécrétions, dont la cible spécifique est le peptidoglycane des parois bactériennes.

Macronucleus : le plus volumineux des deux types de noyaux observés chez les ciliés, impliqué dans la synthèse des protéines.

Maladie : altération de l'état de santé due à un (ou plusieurs) agent(s) pathogène(s) et se manifestant par des symptômes et des signes (voir ces mots). État morbide dont la cause est connue, par opposition à syndrome. Au plan collectif, entité morbide sévissant dans une population sensible.

Mandibules : 3e paire d'appendices céphaliques et 1re des pièces buccales chez les crustacés ; code : Md.

Maxilles : 5e paire d'appendices céphaliques, pièces buccales juste postérieures aux Mx1 chez les crustacés ; code : Mx2.

Maxillipèdes : appendices pairs des premiers péréionites; pattes mâchoires, code : Pmx suivi des numéros 1 à 3.

Maxillules : 4e paire d'appendices céphaliques, pièces buccales juste postérieures aux mandibules chez les crustacés ; code :Mx1.

Mehlis (glande de) : chez les trématodes et les cestodes, groupe de cellules glandulaires diffuses qui enveloppe l'oocyste et dont la fonction, qui n'aurait aucun lien avec la sécrétion de la coque des œufs, demeure mal définie.

Mélanophore : voir chromatophore.

Mélanose, mélanisme : dilatation des mélanophores conduisant à la pigmentation assombrie de territoires cutanés.

Membranelles : courtes rangées transversales de cils fusionnés à leur base qui servent à orienter les particules alimentaires vers le sillon oral chez les organismes de la classe des ciliés.

Méningo-encéphalite : voir encéphalite.

Mérogonie : phase de multiplication végétative ; souvent synonyme de la schizogonie chez les microsporidies, la mérogonie débute directement après injection du sporoplasme dans la cellule-hôte. Dans le cycle de développement des apicomplexes de la classe des sporozoaires, elle désigne plutôt une forme très simplifiée de schizogonie.

Méronte : entité cytologique de la multiplication végétative des microsporidies et qui peut être aussi bien une cellule mononucléée qu'un plasmode (voir schizonte).

Mérozoïte : voir schizozoïte (employé surtout pour les microsporidies).

Mésentère : repli du péritoine enfermant l'intestin.

Mésoparasite : parasite vivant dans une cavité de son hôte communiquant avec l'extérieur.

Métacercaire : forme infestante, immobile, résultant de l’enkystement de la cercaire. Dernier stade larvaire des digènes, elle peut rester fixée à la surface d’un support (végétation par exemple) ou s’établir chez un poisson hôte intermédiaire.

Métacestodes : nom attribué à certains stades larvaires de cestodes rencontrés chez l’hôte intermédiaire et ne préjugeant pas précisément du type de larve (procercoïde, plérocerdoïde, cysticercus, etc.).

Métamère : voir somite.

Métasome : partie du corps équivalant au tronc chez les acanthocéphales.

Métraderme : désigne chez les trématodes la partie terminale de l’utérus, à paroi épaissie et musculeuse, qui double dorsalement la ventouse ventrale et longe la poche du cirre jusqu’à l’orifice génital, où il se jette.

Microfibrilles : chez certains protistes, organite contractile des cellules, d’aspect filiforme, assurant les changements de forme et de volume de la cellule.

Micronème : voir complexe apical.

Micronucleus : chez les ciliés, type de noyau de petite taille assurant exclusivement la reproduction sexuée.

Microtubules : éléments constitutifs du cytosquelette, impliqués dans divers mouvements cellulaires, dont le constituant typique est la tubuline.

Miracidium : chez les trématodes digènes, larve nageuse ciliée issue de l’éclosion de l’œuf.

Mitochondrie : organite cytoplasmique siège des réactions chimiques fournissant la plus grande part de l’énergie nécessaire au fonctionnement de la cellule et de l’organisme. De forme oblongue et mesurant quelques µm, la mitochondrie est délimitée par deux membranes dont l’interne projette des crêtes dans le compartiment interne, qui renferme le chromosome mitochondrial.

Mitogène : substance ayant la propriété d'induire la prolifération cellulaire, en particulier celle des lymphocytes.

Monocinétide : cinétide ne comportant qu'un cinétosome.

Monocyte : type de leucocyte doté de propriétés phagocytaires, pouvant évoluer en macrophage.

Monophylétique : se dit d'un groupe d'organismes (clade) incluant l'ancêtre commun dont ils descendent. Un groupe polyphylétique, incluant les descendants de plusieurs ancêtres malgré une ressemblance apparente, n'a pas de valeur taxonomique.

Monorchide, diorchide : possèdant un seul ou deux testicules.

Monoxène : voir homoxène.

Muqueuse : mince couche tissulaire constituée d'un épithélium riche en cellules sécrétrices et d'un tissu conjonctif sous-jacent (le chorion), qui tapisse les cavités internes de l'organisme (exemples : muqueuses respiratoire, intestinale).

Myoblaste : cellule souche de la cellule musculaire (ou myocyte).

Myolyse : destruction du tissu musculaire.

Myonème : structure fibrillaire spécialisée présente dans le cytoplasme et assurant la contractilité de certains protistes ciliés et flagellés.

Myosite : inflammation musculaire.

Nauplius, nauplie : stade larvaire élémentaire des crustacés, libéré à partir des œufs et caractérisé par un œil impair médian (œil nauplien) et 3 paires d'appendices céphaliques (A1, A2, Md). Plusieurs stades de développement sont individualisés.

Néarctique : zone biogéographique correspondant à l'ensemble du sous-continent nord-américain, augmenté du Groenland.

Nécrose : mortification des tissus vivants.

Némadesme : ensemble d’aspect paracristallin de microtubules parallèles entre eux et disposés en quinconce, reliés par de fines desmoses transverses. Localisés dans l’endoplasme, ils sont le plus souvent en rapport avec la base des cinétosomes au moyen de microfibrilles.

Nématocyste (cnidocyste) : chez les cnidaires, organite de type extrusome caractéristique des cnidocytes (cellules ectodermiques également appelées cnidoblastes ou nématoblastes) ; le nématocyste est armé d’un filament urticant enroulé, qui en cas de stimulation se dévagine et se plante dans sa proie en libérant une substance paralysante. Des structures homologues se retrouvent chez les spores des myxozoaires.

Néphromégalie : augmentation anormale du volume du rein, par hyperplasie ou hypertrophie.

Néphron : unité structurale de la fonction excrétrice dans le rein.

Nucléole : compartiment du noyau bien distinct en microscopie, où se déroulent des transcriptions d’ARN.

Œdème : accumulation de liquide résultant d’infiltration séreuse dans les tissus.

Oïoxène : voir spécificité d’hôte.

Oocyste : voir gamétocyste.

Ootype : chez les trématodes et les cestodes, cavité musculeuse et entourée de glandes, située à la jonction de l’oviducte et du vitelloducte, dans laquelle les œufs acquièrent leurs réserves vitellines et leur coque protectrice.

Organisme : être vivant.

Organites ou organelles (anglicisme) : éléments structurés présents dans le cytoplasme des cellules, limités par une membrane phospholipidique et assurant des fonctions spécifiques dans le fonctionnement cellulaire.

Osmotrophie : mode de nutrition cellulaire procédant par absorption transmembranaire de substances dissoutes.

Ovisacs : voir sacs ovigères.

Paléarctique : zone biogéographique correspondant à la partie septentrionale de l'Ancien Monde, limitée au sud par une ligne longeant le Sahara et l'Himalaya.

Palintomie : modalités de division cellulaire sans augmentation de volume, par exemple dans une structure kystique.

Pansporoblaste : chez certaines microsporidies et certains myxozoaires, structure dans laquelle se forment les spores ; constitué des cellules sporogéniques et des péricytes.

Pansporocyste : chez les actinomyxidies, structure formée au cours du stade de la gamétogonie et constituée de 4 noyaux obtenus par plasmotomie, 2 végétatifs et 2 germinatifs. Suivent de nombreuses mitoses aboutissant à la production des gamètes.

Papille : petite excroissance charnue formée par un tissu épithélial.

Parasitémie : présence de parasites dans le sang.

Parasitose clinique : voir infection clinique.

Parasome : chez les amibes, limité par une double membrane, il contient au moins 3 structures différentes, entourées d'une petite quantité de cytoplasme et enveloppées, aussi, dans une double membrane : 2 corps périphériques et 1 central. Ces 3 corps contiennent de l'ADN.

Paraténie : désigne la situation dans laquelle une larve parasitaire demeure en dormance dans un hôte de passage (hôte paraténique) et diffère tout développement jusqu'à son ingestion par un nouvel hôte.

Parenchyme : ensemble de cellules mésenchymateuses qui forment une masse spongieuse entourant les organes des vers plats et d'autres invertébrés acœlomates.

Pathogénie, pathogenèse : réfère à l'étude des mécanismes conduisant au développement des lésions qui aboutissent à l'état de maladie, et par extension, à ces mécanismes eux-mêmes.

Pathognomonique : se dit d'un signe clinique suffisamment caractéristique d'un état morbide donné pour pouvoir en poser le diagnostic.

Pellicule : portion la plus externe du cortex des protistes ciliés qui comprend la membrane plasmique, les alvéoles sous-jacents et l'épiplasme avec ses microtubules associés.

Péréion : thorax des crustacés fusionné avec le céphalon en un céphalothorax ou prosome.

Péréionite : segment du périéon.

Péréiopodes : appendices biramés pairs portés par chaque péréionite chez les crustacés; pattes ambulatoires, code : P suivi, du numéro du péréionite.

Péristome : région entourant la cavité buccale et le cytostome et qui est protubérante chez les ciliés hétérotriches et péritriches.

Peuplement : terme d'écologie désignant, dans un écosystème, l'ensemble des populations d'espèces appartenant souvent à un même groupe taxonomique, qui présentent une écologie semblable. Se démarque des concepts de population et de communauté (englobant sans distinction l'ensemble des espèces présentes).

Phagocytose : capture et ingestion de particules solides par émission de pseudopodes cytoplasmiques qui les circonscrivent avant de se rejoindre et de former une vacuole de phagocytose, le phagosome, où elle sera digérée.

Phagotrophie : mode de nutrition cellulaire caractérisé par la capture et l'ingestion d'éléments organiques particulaires, s'opposant ainsi à l'osmotrophie. L'ingestion peut s'opérer par phagocytose ou par passage dans une structure buccale, le cytostome. Selon la taille des éléments ingérés on parle parfois de microphagie ou de macrophagie.

Phasmides : paire d’organes glandulaires sensoriels situés latéralement en région caudale et s’ouvrant à l’extérieur par un pore ou une fente, chez les nématodes de la classe des *Secernentea*.

Phyllae : structures microtubulaires en rubans, souvent associées à l’appareil cinétique des ciliés.

Phylogénèse : désigne l’histoire évolutive d’une espèce ou d’un groupe d’espèces apparentées.

Phylogénétique (arbre) : mode de figuration classique de l’évolution des espèces d’un groupe donné, montrant la distance qui les sépare à partir des caractères hérités de leur ancêtre commun. L’arbre phylogénique repose sur le même principe, mais c’est l’évolution des gènes qui est directement prise en considération pour l’établir.

Phylogénie : étude des liens existant entre des organismes apparentés, qui permettent de classer les êtres vivants en s’appuyant sur les étapes de leur évolution à partir d’un ancêtre commun.

Pinocytose : mode d’endocytose dans lequel des gouttelettes liquides sont captées par simple invagination de la membrane cellulaire.

Pipage : comportement des poissons souffrant de manque d’oxygène et/ou de lésions branchiales, qui viennent directement aspirer l’air en surface, bouche hors de l’eau, pour compenser leur déficit respiratoire.

Plasmode : masse de cytoplasme limitée par une membrane plasmique, qui renferme plusieurs noyaux.

Plasmotomie : division du cytoplasme d’une cellule pendant la mitose ou la méiose.

Pléon : chez les crustacés, abdomen.

Pléonite : chez les crustacés, segment du pléon.

Pléopodes : chez les crustacés, appendices biramés pairs, portés par chaque pléonite ; pattes nageuses, code : Pl suivi du numéro du pléonite.

Plérocercoïde : chez certains cestodes, stade larvaire résultant de l'ingestion, par le poisson, d'un invertébré infecté par leur larve procercoïde. Le plérocercoïde porte un scolex et peut commencer à produire des œufs. Les hôtes définitifs de ces ténias sont des oiseaux ou des mammifères ichthyophages.

Polycinétie : structure orale propre aux ciliés péritriches, composée de 3 rangées de cils entourant le péristome en arrière de l'haplocinétie et formant les membranelles.

Polyphylétique : voir monophylétique.

Poïkilotherme (ou poecilitherme) : voir hétérotherme.

Population : organismes d'une même espèce occupant une même portion du biotope et qui échangent librement leurs gènes au cours des processus reproductifs.

Porteur (d'agent pathogène) : organisme hébergeant un agent pathogène. On désigne plus spécialement par ce terme les animaux porteurs asymptomatiques, qu'ils soient sains (n'exprimant jamais de signes cliniques) ou latents (ne les exprimant pas encore), pouvant devenir des sources passives d'infection. Les vecteurs de parasites et les hôtes paraténiques obéissent à un déterminisme particulier qui les exclut de cette définition.

Pouvoir pathogène : aptitude d'un agent à engendrer des troubles pathologiques (maladie) chez un organisme vivant. Le pouvoir pathogène est dû, selon les cas, à différents ordres de facteurs : simples et directement fonction de leur intensité pour les facteurs mécaniques (chocs), physiques (température, rayonnements), chimiques (toxicité) ; plus complexes pour les agents biologiques (faculté de multiplication dans l'hôte infecté ou virulence, sécrétion de toxines et d'enzymes). Pour les virus et les bactéries, les termes de pouvoir pathogène et de virulence sont souvent confondus et employés l'un pour l'autre.

Praniza : chez les copépodes gnathiidés, larve infectante.

Prévalence : nombre total des cas de maladie ou d'animaux infectés dans un espace donné (exploitation, commune, région, pays, etc.) et à une date donnée ou pendant une période de temps donnée. S'exprime généralement en taux de prévalence dans lequel le nombre total de cas est rapporté au nombre total de sujets dans la population ou au nombre de sujets contrôlés.

Primordium : organe ou tissu reconnaissable à l'état d'ébauche, aux premiers stades de son développement.

Proboscis (rostre) : dispositif d'attachement de parasites (acanthocéphales, sangsues, cestodes).

Procaryote : type d'organisation cellulaire caractérisé morphologiquement par l'absence de membrane nucléaire et de noyau individualisé, dont les bactéries constituent le modèle.

Procercoïde : chez de nombreux cestodes, premier stade larvaire se développant dans la cavité corporelle de l'invertébré premier hôte intermédiaire.

Proglottis : voir strobile.

Prophylaxie : ensemble des moyens destinés à prévenir l'apparition, la propagation et l'aggravation des maladies.

Prosome : chez les copépodes, partie antérieure du corps, séparée de l'urosome par l'articulation principale.

Protandrie : modalité de l'hermaphrodisme séquentiel dans laquelle l'individu est d'abord mâle, avant de devenir femelle. L'inverse est la protogynie.

Protéase : enzyme ayant pour substrat des peptides ou des protéines, qui agit par coupure de la liaison peptidique.

Protéine-C-réactive : protéine de phase aiguë libérée dans le sang à partir du foie et impliquée dans les réactions inflammatoires à diverses agressions et infections.

Protonéphridie : cellule à flamme vibratile à fonction excrétrice, rencontrée chez certains plathelminthes.

Protistes : organismes vivants, unicellulaires, caractérisés par la présence d'un ou de plusieurs noyaux (eucaryotes). Ils ont des caractères de végétaux (présence de chloroplastes), ou d'animaux (se nourrissent de proies) mais sont parfois à la fois végétaux et animaux, de sorte que l'ancienne distinction entre protophytes et protozoaires est maintenant abandonnée. De nombreux micro-parasites sont des protistes.

Prurit : démangeaison incitant l'animal à se gratter ou à se frotter, résultant le plus souvent d'affections cutanées parasitaires.

Pseudocœlomate : invertébré dont le mésoderme se creuse en se remplissant d'un tissu diffus entourant les organes au lieu de former une vraie cavité générale (cœlome).

Réceptivité : aptitude d'un organisme à héberger un agent pathogène, à en permettre le développement ou la multiplication, sans forcément présenter de signes cliniques, mais gardant la possibilité d'en disséminer l'agent (voir porteur). Un organisme seulement réceptif n'est donc pas sensible, alors qu'un organisme sensible est évidemment réceptif.

Réservoir : espèce(s) ou milieu(x) reliés directement ou indirectement à la population cible et constituant un système de taille suffisante pour permettre à l'organisme pathogène de se maintenir indéfiniment en tant qu'espèce.

Réticulum endoplasmique : entité cytoplasmique en continuité avec l'enveloppe nucléaire et constituée par un réseau de sacs membranaires aplatis communiquant entre eux par des tubules et des vésicules. Il existe sous 2 formes, granuleuse et lisse. La première, dont la face externe est tapissée de ribosomes, est le siège des synthèses protéiques, la seconde, sans ribosomes, celui de synthèses de lipides et de stéroïdes.

Rhizoïdes : structures anatomiques souvent regroupées en faisceaux et évoquant des racines.

Rhoptrie : voir complexe apical.

Rhynchus : terme exprimant la projection marquée d’un appendice, bec ou museau portant l’orifice oral à l’extrémité antérieure d’un organisme.

Risque sanitaire : probabilité de survenue d’un danger (agent pathogène, maladie) à un moment ou dans une période de temps donnés et chiffrable par une valeur comprise entre 0 et 1.

Rodlet cell : cellule énigmatique, rencontrée chez de nombreux téléostéens, découverte par Thélohan en 1892 ; l’origine et la fonction des « rodlet cells » restent l’objet de discussions : parasite ou réaction cellulaire à une agression (Schmachtenberg, 2007).

Sacs ligamentaires : chez les acanthocéphales, structures en cul-de-sac, partie intégrante des organes génitaux femelles, s’étendant, dans le pseudocœle, depuis le réceptacle du proboscis jusqu’à la cloche utérine ; formation paire chez les archiacanthocéphales et les éoacanthocéphales mais unique chez les paléacanthocéphales, ils sont susceptibles de modifications selon les groupes.

Sacs ovigères (ovisacs) : chez les crustacés copépodes et branchiopodes, sacs membraneux contenant les œufs et attachés par paires au segment génital.

Sanitaire : qui se rapporte à la santé et à l’hygiène au plan collectif.

Schizogonie : mode de division dans lequel les multiplications cellulaires ont lieu avant la segmentation du cytoplasme. Le nombre des divisions peut varier, mais est associé à la mitose et produit des schizozoïtes haploïdes renfermés dans le schizonte. Syn. : mérogonie.

Schizonte : formation issue de la sporogonie et renfermant les schizozoïtes (ou mérozoïtes).

Schizozoïtes (ou mérozoïtes) : cellules issues de la schizogonie et appelées à participer à la formation des cellules sexuelles.

Sclérites : chez les arthropodes, pièces chitineuses formant les unités élémentaires de constitution de l’exosquelette. Elles sont reliées par une

membrane articulaire et leurs noms varient selon leur position anatomique, voire selon les taxons.

Scléroprotéines : classe de protéines fibreuses et résistantes entrant dans la composition des tissus de soutien. Exemples : collagène, élastine, kératine.

Scolex : chez les cestodes, tête ou région antérieure, qui porte les organes de fixation à l'hôte.

Scoliose : déformations en S de la colonne vertébrale dans le plan frontal.

Scopula : chez les ciliés péritriches sessilides, petite région pelliculaire située à l'extrémité aborale, formée d'un cil imparfait très court et immobile, qui sert à l'attachement direct au substrat ou à la sécrétion d'un socle.

Scutica : chez les scuticociliés, structure caractéristique, composée d'un champ de cinétosomes situé en arrière de la ciliature parorale.

Sensibilité : aptitude à présenter les signes cliniques résultant de l'action d'un agent pathogène.

Séreuse : mince couche de revêtement lisse tapissant les cavités internes et recouverte de liquide séreux (exemples : péricarde, péritoine). L'adjectif séreux renvoie à ce qui évoque l'aspect du sérum ou de la lymphe.

Sétigère : qui porte des soies.

Signe : manifestation de la maladie constatée objectivement par le praticien lors de son examen et qui l'aide à poser son diagnostic. Souvent confondue avec celle de symptôme ou rejetant au contraire cette dernière selon les auteurs, la notion de signe ne devrait inclure que les symptômes objectifs, ainsi que les lésions superficielles directement observables.

Sinus : poche ou cavité dans un organe ou un tissu.

Somite : élément de base de la métamérie, il est défini par des formations embryonnaires d'origine mésodermique chez les chordés et apparaît

souvent individualisé, y compris au stade adulte, chez les invertébrés à corps segmenté (synonymes : métamère, segment, anneau).

Source d’infection : organisme, produit, objet ou milieu à l’origine de la transmission de l’agent d’une maladie en un lieu donné (à l’origine d’un cas de maladie).

Spécificité d’hôte : notion caractérisant la relation plus ou moins étroite du parasite à son/ses hôte(s), qui prête parfois à confusion dans la mesure ou, au sens strict, la spécificité parasitaire varie en raison inverse du nombre des espèces hôtes colonisées. C’est ainsi qu’on voit souvent évoquer une « spécificité d’hôtes étroite » pour désigner un parasite qui colonise peu d’espèces et présente, plus précisément, une « gamme d’hôtes étroite », alors que sa spécificité est au contraire élevée ! Selon Euzet et Combes (1980), les parasites peuvent être répartis en trois grandes catégories d’après leur spécificité :

- Euryxènes : parasites relativement peu spécifique, dont la forme adulte peut coloniser de nombreuses espèces-hôtes que leurs convergences écologiques et/ou comportementales rapprochent davantage que leur parenté phylogénétique ; synonyme : ubiquistes.
- Sténoxènes : parasites de spécificité élevée, dont la forme adulte se rencontre dans un petit nombre d’espèces hôtes phylogénétiquement apparentées (appartenant souvent au même genre).
- Oïoxènes : parasites de spécificité stricte, dont la forme adulte ne peut vivre que chez une seule espèce hôte. C’est la situation de règle chez 60% des helminthes.

Splénite : inflammation de la rate.

Splénomégalie : hypertrophie de la rate.

Spore : organe de reproduction et de multiplication asexuée (et parfois sexuée), la spore est aussi très souvent une forme de résistance et de dissémination.

Sporoblaste : chez les protistes, cellule évoluant en spore.

Sporocyste : terme désignant une structure qui renferme des spores.

Sporogonie : phase de formation des spores.

Sporonte : entité cytologique dérivant d’un plasmode mérogonial qui donne naissance aux sporoblastes se transformant eux-mêmes en spores.

Sporophorocyste : chez certaines microsporidies, compartiment cellulaire limité par une paroi épaisse, abritant les étapes de sporogonie et de mérogonie.

Sporoplasme : chez les microsporidies et les myxosporidies, matériel infectieux constituant de la spore, qui ne renferme qu’un noyau dont les multiples divisions (mérogonie) commencent immédiatement après injection dans une cellule-hôte.

Sporozoaires : ancien nom des Apicomplexa, encore communément employé.

Sporozoïte : chez les apicomplexes, cellules issues de la sporogonie, qui sont libérées et infectent immédiatement de nouvelles cellules-hôtes.

Squamodisque : chez les diplectanidés, différenciation tégumentaire consistant en des épines ou des lamelles scléreuses participant à l’organe d’attachement.

Statoblaste : bourgeon dormant contenant l’ébauche d’un polype, muni de deux valves, d’un flotteur et de crochets, qui représente la forme de reproduction asexuée, de dissémination et de survie des bryozoaires.

Sténoxène : voir spécificité d’hôte.

Sternite : chez les arthropodes, pièce chitineuse (sclérite) ventrale, qui avec le tergite dorsal et les pleurites latéraux forment le squelette externe (ou exosquelette) d’un segment métamérique.

Stichocyte : chez les nématodes trichuroides, cellule glandulaire œsophagienne non incorporée dans le tissu œsophagien.

Stichosome : chez les nématodes adénophores, collection de stichocytes organisés en rangées longitudinales accolées à l’œsophage.

Stieda (corps de) : bouchon fermant le sporocyste des coccidies.

Stoma : cavité buccale des nématodes.

Stomatogénèse : chez les ciliés, processus de formation ou de remaniement des structures pharyngiennes après division.

Stress : réponse physiologique des vertébrés, impliquant une succession de réactions destinées à surmonter les effets des facteurs perturbant le bien-être (agressions en provenance de l'écosystème). Le stress comporte une phase d'alarme mobilisant la circulation sanguine et le métabolisme énergétique, suivie d'une phase de compensation avec retour des valeurs physiologiques à la normale. Les agents d'agression sont improprement mais couramment appelés « agents de stress » mais ce n'est que lorsque leur action est prolongée que la réponse compensatoire est inopérante et que des troubles pathologiques apparaissent.

Strobile : chez les cestodes, désigne le corps, qu'il soit ou non segmenté en nombreux anneaux, ou proglottis.

Supplément : glande d'attachement ou de sécrétion des nématodes.

Symbiotes (symbiontes par anglicisme) : organismes vivant en symbiose, c'est-à-dire étroitement associés et tirant un profit mutuel de ce mode vie ; la symbiose comporte des situations très variées.

Symptôme : manifestation de l'état de maladie ressentie ou extériorisée par le patient, qu'il décrit au praticien dans le premier cas (symptôme subjectif) ou que ce dernier observe directement dans le second (symptôme objectif). Certaines écoles médicales limitent à la première acception la définition des symptômes, qu'ils opposent aux signes (voir ce terme), option qui convient assez mal à la description des maladies animales.

Syncytium : élément cytoplasmique renfermant de nombreux noyaux.

Syndrome : association de signes cliniques dont l'étiologie n'est pas déterminée (en médecine humaine, un certain nombre de maladies sont

dénommées « syndrome », souvent pour des raisons historiques ; la maladie a été décrite avant que l'étiologie ne soit connue).

Systémique : en médecine, affection se rapportant à un système ou à un même type tissulaire. En anglais, le terme s'applique aussi à ce qui touche la circulation, d'où son emploi fréquent pour désigner un produit ou une infection diffusant ou se disséminant par voie sanguine.

Syzygie : association temporaire de gamontes avant la formation des gamétocytes et des gamètes.

Tagme : région du corps individualisée sur des bases morphologiques et fonctionnelles, qui résulte de la fusion ou de la jonction de plusieurs métamères (voir figure 198 pour la nomenclature des principaux tagmes). Terme principalement employé au sujet des arthropodes.

Taxinomie, ou taxonomie (terme anglais) : science de la description et de la classification des êtres vivants. Syn. Classification.

Telson : chez les arthropodes, segment terminal postérieur ; le telson n'est pas métamérique et porte ordinairement l'anus.

Thèque : enveloppe de nature minérale présente à la surface de divers organismes.

Théronte : chez certains ciliés (par ex. *Ichthyophtirius*), forme libre mobile de dissémination qui assure la pénétration dans l'hôte, chez lequel le théronte devient trophonte.

Thigmotactique : qualifie la réponse d'un organisme à un stimulus de contact.

Thrombose : formation d'un caillot (thrombus) dans un vaisseau sanguin. Les conséquences en sont sérieuses s'il est oblitérant.

Tomites : chez certains ciliés, cellules issues de divisions binaires contenues dans un kyste, le tomonte, qui assure leur libération dans l'environnement aquatique.

Tomonte : chez certains ciliés, forme libre, à paroi épaisse, à l'intérieur de laquelle les tomites se multiplient par divisions binaires successives.

Toxicyste : chez certains ciliés, organite (extrusome) proche des trichocystes, mais d'allure filamenteuse, sécrétant des toxiques puissants et servant à la capture de proies.

Trichocyste : chez certains protistes, organite sous-pelliculaire (extrusome), de structure para-cristalline, pouvant être éjecté en surface sous forme de tube aciforme. Il a un rôle sécréteur voué à la défense.

Trochophore : chez certains annélides et certains mollusques, premier stade larvaire caractérisé par sa forme en toupie et la présence de deux couronnes ciliées encadrant la région buccale.

Trophonte : chez certains ciliés et certains dinoflagellés, forme de croissance dans les tissus de l'hôte infecté, qu'elle quitte ensuite pour se transformer en tomonte dans l'écosystème aquatique.

Trophozoïte : chez certains protistes et chez certains myxozoaires, forme métaboliquement active, par opposition au cyste. Chez les myxozoaires, les trophozoïtes sont les plasmodes et pseudoplasmodes de la phase sporogonique.

Tuméfaction : toute lésion se traduisant par une augmentation de volume localisée.

Ulcère, ulcération : lésion résultant d'une perte de substance ayant peu tendance à cicatriser, à la surface d'un épithélium ou d'une muqueuse. L'ulcération désigne à la fois le processus morbide ou un ulcère très superficiel.

Unciforme : en forme de crochet.

Uropode : chez certains crustacés, structure à fonction natatoire formée par l'union du telson et des pléopodes modifiés et sclérifiés des segments terminaux.

Urosome : voir prosome.

Vacuole : tout compartiment limité par une membrane, formé à l'intérieur d'une cellule (exemples : vacuole digestive, vacuole de phagocytose).

Valvule ou valve spirale : chez les sélaciens, les esturgeons et les lamproies, disposition particulière de l'appareil digestif dans lequel des replis de la paroi intestinale forment dans la lumière une structure hélicoïdale, permettant une augmentation notable de la surface d'absorption.

Vecteur : au sens initial, qui transporte ; au sens biologique, organisme qui intervient dans la transmission d'un organisme pathogène ; peut être passif ou actif. Le vecteur passif assure le transport de l'organisme pathogène qui l'a contaminé par contact. Le vecteur actif peut être mécanique (pièces buccales contaminées) ou biologique, ce qui implique chez lui l'hématophagie et la multiplication et/ou la transformation de l'organisme pathogène qu'il transporte.

Véligère (larve) : chez les mollusques, la larve véligère, dérivée de la trochophore, présente en zone pré-orale deux 2 lobes ciliés formant le velum (voile), qui assure sa mobilité.

Vésicule parasitophore : vésicule sporophore ou VSP. Chez les microsporidies, vacuole intracytoplasmique hébergeant le cycle biologique et dont la membrane est élaborée, soit par la cellule hôte, soit par le parasite ; elle résiste à la fusion avec les endosomes cellulaires, mais permet des échanges métaboliques.

Vésicule séminale : chez les invertébrés, les vésicules séminales servent au stockage des spermatozoïdes avant l'accouplement.

Vésicule sporophore : voir vésicule parasitophore.

Viscéromégalie : accroissement exagéré du volume et du poids des viscères. On parle parfois d'organomégalie.

Vitellus : corps de réserves stockées dans un œuf pour assurer le développement de l'embryon en dehors de tout apport extérieur.

VSP : voir vésicule sporophore.

Xénome : chez certaines microsporidies, petite masse tumorale résultant de la cytomégalie d'une cellule infectée (par exemple, *Spraguea* ou *Glugea*) et accompagnée d'une nucléomégalie ramifiée, ainsi que de la formation d'une paroi épaisse ou de villosités.

Zoonose : maladie (infection, infestation) commune à l'homme et à une ou plusieurs espèces animales. Exemples de zoonoses : l'anisakiose, la bothriocéphalose, la rage, la fièvre jaune, les salmonelloses, la leptospirose, l'échinococcose.

Zootechnie : ensemble des disciplines technologiques intéressant la production et l'exploitation des animaux domestiques et des animaux de rente, qui recouvre l'habitat, l'alimentation rationnelle, la reproduction et la transmission héréditaire des caractères (génétique).

Zygote : œuf fécondé résultant de l'union de deux gamètes.

Liste des genres et espèces cités

Genre	Auteur(s) et date
Acanthobdella peledina	Grube, 1851
Acanthocephalus	Koelreuter, 1771
Acanthogyrus	Thapar, 1927
Acanthostomum imbutiforme	Molin, 1859
Achtheres	von Nordmann, 1832
Agarella	Dunkerly, 1915
Agarna	Schioedte et Meinert, 1884
Alatospora	Shulman, Kovaljova et Dubina, 1979
Alexandrium	Halim, 1960
Allela	Leigh-Sharpe, 1925
Allobunodera	Yamaguti, 1971
Allocreadium	Looss, 1900
Ambiphrya	Raabe, 1952
Amblycephalon	Pillai, 1954
Amphira	Chen et Zhu, 1983
Amyloodinium	Brown et Hovasse, 1946
Amyloodinium ocellatum	Brown, 1931
Anguillicola	Yamaguti, 1935
Anguillicola crassus	Kuwahara, Niimi et Itagaki, 1974
Anguillicola novaezelandiae	Moravec et Taraschewski, 1988
Anguillicoloides	Moravec et Taraschewski, 1988
Anguillicoloides crassus	Kuwahara, Niimi et Itagaki, 1974
Anguillicoloides novaezelandiae	Moravec et Taraschewski, 1988
Anilocra	Leach, 1818
Anisakis	Dujardin, 1845
Anisakis physeteris	Baylis, 1923
Anisakis simplex	Rudolphi, 1809
Anisakis typica	Diesing, 1860
Anisoporus	Ozaki, 1926
Aonchotheca	López-Neyra, 1947
Apatemon	Szidat, 1928
Apatemon gracilis	(Rudolphi, 1819) Szidat, 1928
Apharyngostrigea	Ciurea, 1927
Apiosoma	Blanchard, 1885
Apiosoma piscicola	Blanchard, 1885
Apocreadium	Manter, 1937
Apophallus	Lühe, 1909

Aporocotyle simplex	Odhner, 1900
Argulus	Muller, 1785
Artystone	Schioedte, 1866
Ascarophis	van Beneden, 1871
Asotana	Schioedte et Meinert, 1881